

N° D'ORDRE : 344

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

Alix DAVID

1^{re} THÈSE : Contribution à l'étude des Psilotales.

2^{me} THÈSE : Morphologie et Caryologie du Mycélium des Polyporaceae.

Soutenues le 5 mars 1965, devant la Commission d'examen

MM. R. KÜHNER	Président
J. BOIDIN	} Examineurs
Y. LEMOIGNE	

LYON

SOCIÉTÉ ANONYME DE L'IMPRIMERIE A. REY

4, RUE GENTIL, 4

1965

N° D'ORDRE : 344

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

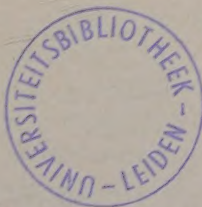
Alix DAVID

1^{re} THÈSE : Contribution à l'étude des Psilotales.

2^{me} THÈSE : Morphologie et Caryologie du Mycélium des Polyporaceae.

Soutenues le 5 mars 1965, devant la Commission d'examen

MM. R. KÜHNER	Président
J. BOLDIN	Examineurs
Y. LEMOIGNE	



LYON

SOCIÉTÉ ANONYME DE L'IMPRIMERIE A. REY

4, RUE GENTIL, 4

1965

UNIVERSITE DE LYON — FACULTÉ DES SCIENCES

DOYENS HONORAIRES

MM. LONGCHAMON, DOUIN, MOUSSA, Henri GAUTHIER

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. LOCQUIN, DE LARAMBERGUE, SOLLAUD, MENTZER, MOUSSA, JAFFARD, DOUIN, Henri EYRAUD, DEJARDIN, VIRET

DOYEN

M. BRACONNIER

ASSESEURS

MM. MESNARD, BOIDIN

PROFESSEURS

MM. LONGCHAMON . . .	Minéralogie.	PÈRES	Physiologie.
PRETTRE	Chimie industrielle.	MESNARD	Electronique.
COURTY	Chimie-Physique.	GRANDMONTAGNE . . .	Physique.
KUHNER	Botanique.	BOUTILLIER	Minéralogie.
MALECOT	Mécan. ration. et appliquée.	LAFUCRIERE	Physique nucléaire.
PARIS	Chimie minérale.	DREUX	Chimie organique.
AUMERAS	Chimie.	TEICHNER	Chimie industrielle.
COLONGE	Chimie organique.	PAVANS	
JANIN	Physique générale.	DE CECCATY	Zoologie.
FLANDRIN	Géologie appliquée.	MERLIN	Chimie analytique.
BERNARD	Physique industrielle.	DUFAY Maurice	Physique de l'Atmosphère.
DUFAY Jean	Astronomie.	FRAISSE	Mathématiques.
NIGON	Zoologie expérimentale.	LUBET	Physiologie.
GAUTHIER Henri	Géologie générale.	PHILBERT	Physique nucléaire.
WAUTIER	Zoologie.	COHEN-ADAD	Chimie.
CHOPIN	Chimie biologique.	DAVID Louis	Géologie générale.
COELLERON	Chimie.	CHANEL	Psychophysiologie.
BRACONNIER	Calcul différentiel et intégral.	MAURY	Méthodes Math. de la Physique.
EYRAUD Charles	Chimie - Physique appliquée.	DEPRAZ	Physique nucléaire.
SARAZIN	Physique nucléaire.	GAUTHIER Jean	Chimie.
BOIDIN	Microbiologie et Mycologie.		

PROFESSEURS SANS CHAIRES

MM. GAUME	Physique.	M ^{lle} MAITROT	Physique.
FERON	Mathématiques.	MM. GEVIN	Géologie générale.
LAFORGUE	Physique.	PONASSE	Mathématiques.
LEGAY	Zoologie expérim. S.P.C.N.	D'INCAN	Physique.
UZAN	Physique S.P.C.N.	LEFEBVRE	Mathématiques.
CHENEVOY	Géologie appliquée.	PERNET	Mathématiques.
GINET	Zoologie.	CHERY	Physique.
ASCH	Physique.	BERGEON	Physique C.S.U.
MICHEL Pierre	Minéralogie.	M ^{lle} GAUTHERON	Chimie biologique.
DUCET	Biologie végétale.		

MAITRES DE CONFERENCES

M ^{me} ERICSON	Physique générale.	MICHEL Georges	Biochimie.
MM. MARTEL	Mécanique.	LEBRETON	Biologie végétale.
MATHIEU	Mécanique des Fluides.	DAVID Jean	Biologie animale.
ERBEIA	Physique.	TOUSSET	Chimie propédeutique.
DESCOTES	Chimie organique.	FEUVRAIS	Physique Electricité.
PICARD Philippe	Mathématiques.	PICARD Claude	Mathématiques.
LEMOIGNE	Botanique.	SCHMITT	Physique M.P.C.
DEMARCO	Géologie générale.		

MAITRE DE CONFERENCES ADJOINT

M. PIERRON Chimie

CONSEILLER ADMINISTRATIF

M. BURNET

SECRETAIRE PRINCIPAL HONORAIRE

M. ROUX

Avant d'aborder l'exposé de mes recherches, je liens à exprimer ma profonde gratitude aux Maîtres qui se sont intéressés à mes travaux et auxquels je dois ma formation scientifique.

M. le Professeur DOUIN, après m'avoir accueillie dans son laboratoire et avoir constamment veillé sur ma carrière, m'a inspiré le sujet de cette thèse et m'a initiée aux techniques de la recherche scientifique. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma sincère reconnaissance et de mon attachement respectueux.

Après le départ de M. le Professeur DOUIN, M. le Professeur KÜHNER, malgré ses tâches déjà multiples, s'est intéressé à mes recherches. Ses conseils et ses encouragements m'ont permis de conduire ce travail à terme. Je tiens à lui exprimer ici toute ma gratitude.

Ma reconnaissance s'adresse également à MM. les Professeurs BOIDIN et LEMOIGNE qui ont accepté de relire le manuscrit de ce mémoire et de participer à mon jury de thèse.

Je remercie aussi vivement M. MOURAVIEF, Maître de Recherches au C.N.R.S., M^{lle} THIVENT, Collaboratrice Technique au C.N.R.S., qui m'ont fait profiter de leur expérience; M. HUGUENEY dont l'aide matérielle m'a été précieuse.

Je ne saurais enfin oublier tous mes collègues et amis des Laboratoires de Botanique et de Microbiologie.

Ce travail n'aurait pu être mené à bien sans l'existence de plants de *Psilotum* cultivés dans le Jardin botanique du Parc de la Tête-d'Or à Lyon et qui furent mis constamment à ma disposition. Je tiens à en remercier tout particulièrement M. le Professeur DOUIN, Directeur; M^{me} DOUIN, Sous-Directeur, et tout le personnel de ce jardin botanique, en particulier MM. DESSELLE, F. et J. MAGNARD.

INTRODUCTION

Les Psilotales actuelles, réduites aux deux genres *Psilotum* et *Tmesipteris*, présentent de telles affinités avec des ordres depuis longtemps éteints (Rhyniales, Psilophytales, Astéroxylales) que les auteurs modernes (EMBERGER 1960) ont proposé de les grouper en une seule classe : les *Psilophytinées*. En raison de cette ressemblance avec les plus anciennes plantes vasculaires connues, les *Psilotum* et *Tmesipteris* sont considérés par la plupart des auteurs comme des « fossiles vivants » et nombre de leurs caractères passent souvent pour primitifs. Les Psilotales constituent donc un groupe d'intérêt tout particulier au point de vue phylogénétique.

L'analyse bibliographique montre que les publications relatives à *Tmesipteris* et *Psilotum* ne concernent que des points bien précis sur lesquels les auteurs expriment souvent des opinions très différentes. Il n'existe aucun travail d'ensemble récent sur ces plantes, c'est pourquoi il a paru utile de reprendre leur étude.

Plusieurs tentatives en vue d'étudier le genre *Tmesipteris* ont été effectuées. Mais les plants reçus d'Australie ne s'acclimatèrent pas dans les serres et moururent rapidement. Les recherches n'ont donc porté que sur le genre *Psilotum*.

Le genre *Psilotum* ne comporte que deux espèces, toutes deux des régions chaudes du globe, du nouveau et de l'ancien monde :

Psilotum triquetrum Swartz qui est la plus commune,
Psilotum flaccidum Wall.

Nous n'avons étudié que *P. triquetrum*.

Il existe plusieurs races de *P. triquetrum*, reconnaissables à leur stock chromosomique. OKABE (1929), après une étude sur quelques races horticoles du Japon, a constaté que le

nombre minimum de chromosomes s'élève à 52. La plupart des races ont un stock chromosomique multiple de 52 et sont donc polyploïdes. D'après MANTON (1942) les formes originaires du Japon et de Ceylan seraient diploïdes ($2n = 104$) alors que les formes originaires de Nouvelle-Zélande et de Malaisie seraient tétraploïdes.

L'habitat de *P. triquetrum* dans ses pays d'origine a été décrit par DARNELL-SMITH (1917), LAWSON (1917), HOLLOWAY (1938). Cette plante pousse dans l'humus à la base des arbres et dans les fentes des rochers.

Introduit depuis très longtemps dans les serres du Parc de la Tête-d'Or à Lyon, *P. triquetrum* y prospère très bien et fructifie même abondamment. Quelques années après son introduction, on a pu constater que de jeunes plants levaient dans différents bacs de la même serre, notamment des bacs qui contenaient des pieds d'*Allamanda* (Apocynacées). Quelle en était l'origine : propagules ou germination de spores ? Le problème n'a jamais pu être élucidé.

Les gamétophytes ont été vainement recherchés par un tamisage de la terre. Toutefois, soucieuse de ne pas détruire certains plants cultivés, il ne m'a pas été possible de procéder à des lavages du système racinaire des *Allamanda*. Or les tiges de Psilote n'émergent que de l'enchevêtrement du système racinaire de cette Apocynacée. Il est donc fort possible que, parmi les nombreuses spores émises, quelques-unes trouvent là les conditions nécessaires à leur germination. Ces conditions ne sont pratiquement pas connues, c'est pourquoi j'ai orienté le début de mes recherches sur ce problème. Malheureusement toutes les expériences ont été vouées à l'échec et cette voie a dû être abandonnée.

Le programme initial du travail s'est donc trouvé peu à peu modifié et il se limite au sporophyte de *P. triquetrum*. Mais, en étudiant ce dernier, il est apparu que, dans ce domaine qui pouvait sembler restreint, de nombreuses mises au point restaient encore à faire : elles seront présentées ici.

La première partie sera consacrée à l'appareil végétatif avec étude morphologique et anatomique de la tige et du rhizome. L'étude de l'appareil reproducteur constituera le sujet de la deuxième partie.

HISTORIQUE

Bien que les recherches présentées ici ne portent que sur le sporophyte de *P. triquetrum*, il a paru bon d'inclure dans ce paragraphe une revue bibliographique concernant le gamétophyte et l'embryogénèse. Elle sera assez détaillée, ceci afin de présenter une mise au point aussi complète que possible sur *Psilotum*. Ce sujet sera d'autant plus facile à résumer que les résultats des divers auteurs qui l'ont étudié (DARNELL-SMITH, 1917; LAWSON, 1917; HOLLOWAY, 1938-1939; BIERHORST, 1953-1954 a) concordent.

L'historique du sporophyte ne comportera, au contraire, qu'un bref exposé des différents travaux faits à ce jour. Il serait en effet pratiquement impossible de présenter ici les opinions souvent contradictoires émises par les auteurs à propos de nombreux points particuliers. Ceux-ci seront, par contre, repris et détaillés au cours de l'exposé des recherches.

A. — GAMÉTOPHYTE ET EMBRYOGÉNÈSE

DARNELL-SMITH (1917), le premier, a trouvé les gamétophytes de *Psilotum* et a réussi à faire germer les spores de cette plante. La même année, LAWSON, qui avait déjà découvert le prothalle de *Tmesipteris* (1916), donnait aussi quelques précisions sur celui de *Psilotum*. Depuis, ces études furent reprises et confirmées en tous points par HOLLOWAY (1938-1939) et surtout par BIERHORST (1953-1954). A l'heure actuelle, la morphologie et l'anatomie du gamétophyte de *Psilotum* semblent donc parfaitement connues : on n'en

donnera donc ici qu'un bref aperçu, envisageant successivement le développement du gamétophyte à partir de la spore, la morphologie du gamétophyte adulte, sa structure anatomique ainsi que le développement des anthéridies et des archégones. Une revue rapide de l'embryogénèse terminera cette mise au point.

DÉVELOPPEMENT DU GAMÉTOPHYTE A PARTIR DE LA SPORE.

Dans ce domaine, les travaux sont peu nombreux car trop de botanistes ont vainement essayé de faire germer des spores. BIERHORST (1955) est le seul, avec DARNELL-SMITH (1917), dont les essais furent couronnés de succès. Hélas il n'en a donné ni photographie, ni dessin. La seule étude complète que nous en ayons est donc toujours celle de DARNELL-SMITH.

Selon cet auteur, la germination a lieu quatre mois après l'ensemencement. BIERHORST, par contre, n'a découvert les premières germinations que quinze mois après l'ensemencement.

La première indication de germination est une saillie à travers le pli longitudinal de la spore. Puis une division sépare par une cloison oblique une petite cellule à l'extrémité de la protubérance. Ensuite cette cellule terminale est partagée en deux séries de segments par des cloisons inclinées alternativement à droite et à gauche. Au sommet de ce jeune prothalle se trouve la cellule apicale. Des divisions ultérieures donnent naissance à une petite masse cellulaire bientôt envahie par des champignons. Cette invasion commence très tôt puisque DARNELL-SMITH a observé les premiers mycéliums dans un très jeune gamétophyte à trois cellules. Ensuite le prothalle s'accroît rapidement jusqu'à ce qu'il ait atteint sa taille définitive. C'est ce prothalle adulte que nous allons maintenant examiner.

MORPHOLOGIE DU GAMÉTOPHYTE.

Le gamétophyte de *Psilotum* est souterrain ; il est cylindrique, plus ou moins ramifié et porté de nombreux rhizoïdes bruns. Son diamètre varie de 0,5 mm à 1,8 mm

et sa longueur de 1 à 15 mm. Il est brun foncé dans les parties âgées, brun clair dans les parties jeunes. Les apex se remarquent facilement grâce à leur couleur jaune clair.

STRUCTURE ANATOMIQUE DU GAMÉTOPHYTE.

Le gamétophyte de *Psilotum* présente une structure qui varie avec son diamètre.

Un gamétophyte de faible diamètre (< 1 mm) est constitué d'un ensemble homogène de cellules sans différenciation en écorce et cylindre central. Les parois externes et radiales des cellules superficielles sont fortement cutinisées et résistent fort bien à la décomposition. BIERHORST, de ce fait, a trouvé dans le sol de nombreux restes de gamétophytes constitués exclusivement de la couche externe avec organes sexuels et rhizoïdes. Les cellules qui constituent le corps de ce gamétophyte sont de section polygonale : elles sont envahies de champignons.

Les gamétophytes dont le diamètre dépasse 1 mm présentent en leur centre un faisceau vasculaire (DARNELL-SMITH, 1917; BIERHORST, 1954 a). Ce faisceau naît dans la région apicale. En coupe transversale, il apparaît composé de 1 à 3 trachéides scalariformes, centrales, entourées de deux à trois couches de cellules étroites allongées et nucléées, et d'un endoderme à cadre. Le cylindre central et l'endoderme sont dépourvus de champignons et d'amidon. A l'extérieur de l'endoderme se trouve également une zone libre de champignons mais riche en amidon. Selon HOLLOWAY (1939), ce faisceau vasculaire peut disparaître et réapparaître plusieurs fois sur une longueur de quelques millimètres. Pour BIERHORST (1953-1954 a), au contraire, le faisceau ne disparaît et ne réapparaît pas plus d'une fois dans un seul gamétophyte. Toutes les transitions se rencontrent entre la partie du gamétophyte à faisceau vasculaire et celle qui en est dépourvue. Les trachéides deviennent moins nombreuses et disparaissent : dans ce cas le cylindre axial du gamétophyte n'est plus constitué que par des éléments étroits et allongés entourés d'un endoderme. Cet endoderme peut disparaître à son tour. Finalement les cellules localisées

au centre deviennent peu à peu indiscernables des cellules subisodiamétriques du parenchyme.

Le gamétophyte peut se multiplier végétativement à l'aide de propagules formées à partir des rhizoïdes. Son rôle principal est cependant d'assurer la reproduction sexuée.

Les organes sexuels sont éparpillés sur la surface du gamétophyte. Il y a en général plus d'anthéridies que d'archégones : ces derniers sont plutôt localisés vers les régions apicales alors que les anthéridies peuvent également se trouver sur les parties plus vieilles.

ARCHÉGONE : DÉVELOPPEMENT ET STRUCTURE.

La première étape de la formation d'un gamétange est la même qu'il s'agisse de l'archégone ou de l'anthéridie. Une cellule superficielle du gamétophyte subit une division péricleine. Ce stade bicellulaire est le seul qui soit commun aux gamétanges mâles et femelles.

Dans le développement de l'archégone, la cellule externe se divise anticlinalement, les deux cellules externes qui en résultent se divisent ensuite de la même manière anticline, les nouvelles cloisons se formant perpendiculairement à la paroi de la division précédente. Ainsi les cellules mères des quatre rangs de cellules du col sont formées : elles se divisent à leur tour et finalement le col est constitué de quatre rangées comprenant chacune 4 à 7 cellules. Tandis que le col de l'archégone s'allonge, la cellule interne née de la première division péricleine suit cet allongement en pénétrant dans le sol et se divise.

EMBRYOGÉNÈSE.

On doit à HOLLOWAY et à BIERHORST nos connaissances actuelles sur l'embryogénèse de *P. triquetrum*.

La première division de l'œuf a lieu transversalement par rapport à l'axe de l'archégone. La cellule épibasale donnera le rhizome, la cellule hypobasale, le pied.

Chacune de ces cellules se divisera à nouveau, formant ainsi un proembryon tétracellulaire. Les divisions qui affectent le pied sont telles que se forment des séries longitudinales de cellules qui pénètrent et écrasent le tissu gamétophytique sous-jacent. Ces formations joueront le rôle de suçoirs. Les premiers stades du développement rhizomatique se font à l'abri de la « calyptra ». Cette dernière provient du col de l'archégone dont les dimensions se sont considérablement accrues par suite d'une intense multiplication cellulaire. Le rhizome se développe beaucoup plus lentement que le pied. Les deux premières cloisons formées sont perpendiculaires l'une à l'autre et obliques par rapport à la première cloison transversale de l'œuf. Ces divisions conduisent à la formation d'une apicale à trois côtés. Fréquemment une deuxième apicale se forme. La croissance de l'embryon, qui provoque la déchirure de la « calyptra », s'accompagne de la différenciation d'un procambium derrière l'apicale. Quand le jeune rhizome sporophytique a atteint 8 à 10 mm, il se détache du pied qui reste dans le gamétophyte.

B. — SPOROPHYTE

Parmi les travaux les plus anciens et les plus importants, citons ceux de BERTRAND (1881), GOEBEL (1881), SOLMS LAUBACH (1884), BOWER (1894-1905), FORD (1904).

De ces auteurs, seuls SOLMS LAUBACH et FORD n'ont pas intégré l'étude du *Psilote* dans un ensemble beaucoup plus général. Le premier a envisagé la reproduction végétative à l'aide de propagules, le développement des rhizomes, des tiges et de l'appareil sporangifère. FORD s'est plus précisément intéressée à l'anatomie. GOEBEL et BOWER, par contre, ont examiné *Psilotum* à propos d'une étude comparée sur les sporanges. De même, BERTRAND a été conduit à étudier les *Tmesiptéridées* pour contrôler, en les appliquant à une structure anatomique demeurée inconnue, de nouvelles vues sur les faisceaux et sur les membres des plantes vasculaires. Ses conceptions relatives à la structure des *Psilotum*

et *Tmesipteris* sont très particulières et n'ont jamais été admises (SOLMS LAUBACH, FORD).

Il faut ensuite attendre 1954 pour retrouver toute une série de publications relatives au sporophyte de *Psilotum* (BIERHORST, 1954 a et b, 1956).

L'énumération précédente ne mentionne que les travaux les plus importants sur *Psilotum* mais il existe également des études très particulières, concernant par exemple les stomates (REHFOUS, 1917) ou certains constituants morphologiques de la cellule comme le noyau (MANTON, 1942) ou les chloroplastes (SUN, 1961).

TECHNIQUES D'ÉTUDE

Psilolum triquetrum est une plante très difficile à fixer et à inclure, qu'il s'agisse des tiges fortement lignifiées, des rhizomes aux membranes cellulaires imprégnées de tanin ou des sporanges recouverts d'une épaisse cuticule. Il a donc été souvent nécessaire pour les examens anatomiques de travailler sur des coupes faites au microtome à main puis traitées à l'hypochlorite et colorées au carmin aluné vert d'iode. Pour l'étude cytologique de ces mêmes organes impossibles à inclure dans la paraffine, le microtome à congélation a été utilisé.

Lorsqu'il s'agit d'organes jeunes, les techniques habituelles de fixation, inclusion et coloration ont pu être employées. Les fixateurs et colorants varient avec l'objet de la recherche et l'on trouvera ci-dessous quelques précisions.

COLORATION EN VUE D'UNE ÉTUDE ANATOMIQUE.

Méthode de : safranine-orange G- acide tanique, après fixation au Hollande :

- plonger les coupes dans une solution de Cl Zn à 2 % pendant deux minutes,
- rincer,
- plonger les coupes dans une solution très diluée de safranine préparée en ajoutant 2 cc d'une solution aqueuse à 2 % à un litre d'eau,
- rincer,

— laisser 2 minutes dans le mélange suivant :

orange G 2 g
 tanin 5 g
 Cl H concentré 4 gouttes
 thymol quelques cristaux
 compléter à 100 cc avec de l'eau distillée,

— rincer,

— traiter 5 minutes par le mélange suivant :

acide tannique 5 g
 thymol quelques cristaux
 compléter à 100 cc avec de l'eau distillée,

— rincer,

— laisser les coupes quelques minutes dans une solution aqueuse d'alun de fer à 1 %.

Après cette coloration, les membranes celluloses sont noires, les membranes lignifiées rouges, les noyaux oranges.

COLORATIONS EN VUE D'UNE ÉTUDE CYTOLOGIQUE.

a) Colorations topographiques générales. Mise en évidence du cytoplasme, du noyau et de la membrane : méthode du P.A.S. après fixation au Hollande ou au Helly :

— laisser les coupes pendant 5 minutes dans une solution à 0,5 % d'acide periodique,

— laver,

— laisser les coupes pendant 15 minutes dans le réactif de Schiff,

— rincer dans trois bains sulfureux,

— laver soigneusement,

— mettre dans alun de fer à 5 % pendant 24 heures,

— laver,

— mettre dans une solution alcoolique d'héματοxyline de composition suivante :

- 10 à 15 cc d'une solution mère contenant
 - 10 g d'héματοxyline
 - 90 cc d'alcool à 95°
 - 90 cc d'alcool à 70°,
- laver,
- différencier dans une solution d'alun de 2 %.

Cette coloration présente l'avantage sur une simple coloration à l'héματοxyline de mettre très nettement en évidence les membranes qui sont colorées en rouge.

b) Colorations nucléaires. Deux colorations ont été utilisées :

Feulgen après fixation au Helly ou au Carnoy ;

Vert de méthyle-pyronine après fixation au Carnoy, d'après la méthode suivante :

- laisser les coupes 2 minutes dans la solution colorante :
 - 50 cc eau distillée tamponnée à pH 3,57
 - vert de méthyle 0,15 %
 - pyronine 0,25 %
- rincer à l'eau distillée,
- déshydrater très rapidement à l'alcool à 95°, puis à l'alcool absolu avant le montage au baume.

Des examens vitaux ou post-vitaux ont souvent complété cette étude cytologique.

Les vacuoles ont été mises en évidence par coloration vitale au rouge neutre.

Les lipides ont été détectés sur des coupes faites à main levée et colorées au Soudan III, l'amidon a été caractérisé par le phénol iodé.

Enfin, le développement des cellules mères des spores a été souvent étudié sur des dissociations colorées au carmin acétique.

TRAVAUX PERSONNELS

PREMIÈRE PARTIE

APPAREIL VÉGÉTATIF

L'appareil végétatif de *Psilotum triquetrum* est constitué de deux parties bien différentes : une partie aérienne d'environ 40 à 50 cm de hauteur, une partie souterraine. (Planche I a.)

La tige aérienne et chlorophyllienne rappelle vaguement celle d'un *Vaccinium myrtillus* défeuillé. Ces plantes ont en effet, toutes deux, la tige verte et costée-cannelée ; cependant celle de *Psilotum* a une ramification d'aspect dichotomique et porte de petites « feuilles » triangulaires de 1 à 2 mm de long, toujours placées sur les carènes. Ces feuilles ne sont pas vascularisées, leur épiderme est dépourvu de stomates et leur parenchyme ne renferme jamais d'amidon. Il est donc probable qu'elles ne jouent pas de rôle notable dans l'assimilation qui n'est pratiquement assurée que par la tige.

La partie souterraine, brune, couverte de rhizoïdes, est très irrégulièrement ramifiée (planches I b et III a). Cet organe est couramment appelé rhizome, certainement parce qu'il est dépourvu de coiffe. Remarquons cependant qu'il ne porte aucune trace d'écailles foliaires. Ce

« rhizome » ne porte aucune racine : les Psilotes sont donc dépourvus de racines.

La partie inférieure de la tige dressée présente des caractéristiques intermédiaires entre celles de la partie chlorophyllienne et celles du rhizome ; nous l'étudierons sous le nom de partie intermédiaire.

On envisagera successivement la morphologie puis l'anatomie de ces trois parties. Un troisième chapitre sera consacré à leur morphogénèse. Cette étude amènera d'ailleurs à quelques considérations cytologiques.

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE

A. — TIGE AÉRIENNE

I° Développement

Les pousses aériennes proviennent de rhizomes qui, par suite d'une croissance oblique vers la surface du sol, finissent par émerger. La transformation du rhizome en tige aérienne s'accompagne de changements morphologiques. La jeune pousse devient verte et son extrémité se parsème irrégulièrement d'appendices plus ou moins cylindriques qui sont les ébauches foliaires. On observe aussi très souvent un brusque accroissement diamétral de cette jeune tige qui prend ainsi l'allure d'une massue. Cette tige s'allonge en conservant son diamètre maximum et devient cannelée. Les appendices, d'abord peu nombreux, se multiplient considérablement et finissent par cacher complètement l'apex, en même temps qu'ils deviennent de plus en plus triangulaires. La tige reste simple tant que sa longueur n'a pas dépassé une dizaine de centimètres, puis elle se ramifie. (Planche I b.)

Des expériences faites par R. DOUIN (1948) sur de jeunes tiges ont montré qu'elles sont phototropiques mais qu'elles ne présentent pas de géotropisme de signe nettement défini.

2° Morphologie de la tige adulte.

Sur 10 à 15 cm de haut, la tige est simple ; plus haut elle est plusieurs fois ramifiée.

L'aspect de la partie inférieure simple varie suivant le niveau considéré. Près du sol, la tige est régulièrement cylindrique, lisse et brun noirâtre ; plus haut elle devient brun de plus en plus clair, puis jaune vert et enfin vert franc, ce changement de couleur étant accompagné de l'apparition des carènes. Dans la partie supérieure, elle est verte avec des cannelures dont les nombres le plus fréquemment trouvés sont de 5, 6 ou 7. Son diamètre est à peu près constant sur toute sa longueur mais varie, avec la vigueur de l'échantillon examiné, de 2 à 5 mm. Que la tige soit lisse ou carénée, elle porte des feuilles et présente assez souvent une torsion.

La partie distale est régulièrement ramifiée : tous les rameaux sont chlorophylliens et présentent une alternance de côtes et de sillons dont le nombre varie avec leur grosseur, c'est-à-dire avec le niveau de la ramification. Les ultimes ramifications sont triquètes d'où le nom spécifique de *triquetrum*. Dans de rares cas, plus spécialement vers la fin de leur croissance, lorsque les plantes commencent à présenter des signes de dépérissement, elles peuvent être bicarénées. Sous la dernière ramification, se trouvent généralement quatre côtes. Ce nombre est d'autant plus élevé que l'on considère une ramification d'ordre inférieur.

La ramification est du type dichotomique décussé, c'est-à-dire que les plants successifs de ramification sont croisés à angle droit.

Comme BIERHORST (1954) l'a remarqué, les bifurcations de même ordre sont généralement situées au même niveau, du moins dans les trois ou quatre premières bifurcations. Cette disposition provient sans doute du fait que ces trois ou quatre premières ramifications sont déjà réalisées alors que la jeune tige n'a encore que quelques centimètres de haut. Elles naissent alors, presque toutes situées sur le même plan horizontal. Ces ramifications ne se voient pas extérieurement car elles sont cachées par les jeunes « feuilles » et cette appa-

rence persiste jusqu'à ce que la tige ait atteint 10 à 15 cm de hauteur (planche I b). Alors seulement les ramifications se dégagent les unes des autres. SOLMS LAUBACH (1884) pense que la décussation des différentes ramifications a une cause mécanique justement à cause de cette condensation. En effet, chez une autre espèce, *P. flaccidum*, les « dichotomies » se font dans un seul plan, or chaque « dichotomie » n'a lieu que lorsque les ramifications précédentes sont nettement dégagées.

Plusieurs auteurs ont signalé des « trichotomies » : SOLMS LAUBACH dans la partie inférieure de la plante, FORD (1904) aussi bien dans la partie basale qu'au 2^e, 3^e ou 4^e niveau de ramification. J'ai aussi observé assez souvent un tel phénomène. Cependant un examen attentif a permis de constater que très souvent l'une des trois branches se détache très légèrement plus haut ou plus bas que les deux autres. On peut donc se demander s'il s'agit vraiment d'une « trichotomie » ou de deux « dichotomies » très rapprochées. Mais peut-on vraiment parler de véritable dichotomie dans la tige aérienne de *Psilotum* ?

PRANTL (1876) a admis la présence de pousses axillaires : il a signalé en effet que l'une des branches s'élève dans le plan de symétrie d'une feuille tandis que l'autre continue la croissance de la plante. SOLMS LAUBACH (1884), tout en signalant que l'on peut trouver des branches de tailles inégales, surtout dans la partie supérieure de la plante, parle de dichotomies et tous les auteurs le suivent dans cette voie (BIERHORST, EMBERGER).

D'après mes observations, lors des ramifications, les carènes peuvent se répartir d'une façon égale ou inégale. Si elles sont en nombre pair sur la tige c'est-à-dire 4 ou 6 (fig. 1 c et 3 a), chaque branche fille en reçoit équitablement la moitié soit 2 ou 3. La formation de nouvelles carènes peut soit augmenter le nombre initial, ce qui est exceptionnel, soit le rétablir (ramification de 1^{er} et 2^e ordre, figure 8), soit le diminuer (figure 8, ramification de 3^e ordre). Ces faits expliquent qu'après huit ramifications par exemple, la diminution du nombre des carènes puisse n'être que de deux ou trois. Dans le cas où les carènes sont en nombre impair (3-5-7) deux possibilités se présentent. L'une

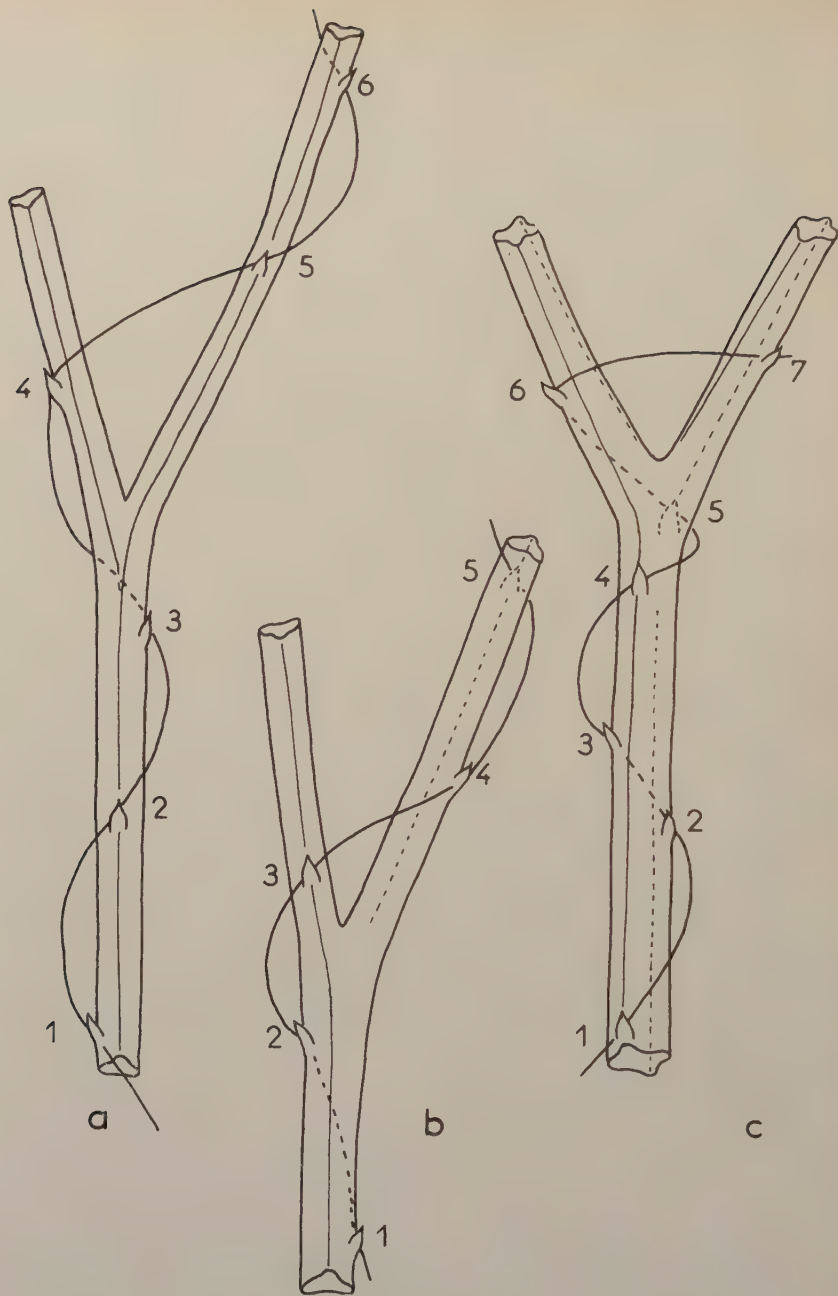


FIGURE 1

- a) Ramification d'une tige triquètre; l'une des trois carènes se bifurque. La phyllotaxie est de $1/3$ et la spire se poursuit sur l'ensemble des rameaux.
- b) Ramification d'une tige triquètre; l'une des branches filles reçoit deux carènes tandis que l'autre porte une carène venant de la branche mère et une carène nouvellement formée. Même remarque que précédemment pour la spire.
- c) Ramification d'une tige quadrangulaire; les quatre carènes se répartissent également dans les deux branches filles. L'angle de divergence passe régulièrement de $1/2$ (intervalle entre les feuilles 2 et 3) à $1/4$ (intervalle entre les feuilles 3 et 4), $1/2$ (intervalle entre les feuilles 4 et 5), $1/4$ (intervalle entre les feuilles 5 et 6), $1/2$ (intervalle entre les feuilles 6 et 7). Là encore possibilité de suivre la spire sur l'ensemble des deux ramifications.

des carènes se scinde en deux sous la ramification, rétablissant ainsi un nombre pair (fig. 1 a et 2 a) ; le partage se fait alors équitablement comme dans le cas précédent. Très souvent cependant, il semble qu'il n'y ait pas vraiment bifurcation mais plutôt formation d'une deuxième carène qui diverge de la première (fig. 2 a). Le partage à partir d'un nombre impair de carènes peut aussi se faire inégalement. Si la tige a sept carènes (fig. 3 b), quatre vont dans une branche fille et trois autres dans la deuxième ramification ; s'il y en a cinq, elles se partagent en deux lots de deux et trois. Dans le cas d'une tige triquète, une branche fille reçoit une carène, l'autre en reçoit deux (fig. 1 b). Mais cette inégalité disparaît le plus souvent grâce à la formation des nouvelles carènes, de sorte que les deux branches filles ont dans leur partie supérieure généralement la même épaisseur et le même nombre de côtes. Ces observations montrent que la dichotomie de la tige peut être égale ou inégale suivant les cas.

Au sujet des ramifications dichotomiques, on a beaucoup discuté du problème de la feuille angulaire de VELENOWSKY, feuille située sur un côté de la dichotomie, juste sous la bifurcation. Dans le cas de *Psilotum* les auteurs ne sont pas d'accord à ce sujet. En réalité, il semble qu'il puisse exister deux possibilités selon que l'on examine *P. triquetrum* ou *P. flaccidum*. Chez ce dernier, FORD (1904) et STILES (1910) notent qu'une feuille est souvent associée au point de bifurcation mais qu'occasionnellement cette feuille peut être entraînée. En ce qui concerne *P. triquetrum*, seul BIERHORST (1951) admet une feuille angulaire en spécifiant toutefois que cette disposition n'est réalisée que dans les premières ramifications. Cette feuille n'a été trouvée qu'occasionnellement par nous, aussi bien dans la partie supérieure de la plante que dans la partie inférieure. SCHOUTE (1938) admet que les feuilles angulaires sont absentes dans *P. triquetrum* : il lie cette absence au fait que souvent les « dichotomies » successives se suivent si rapidement que de nombreuses ramifications n'ont pas de feuilles du tout.

Pour nous, l'absence de feuille angulaire peut se comprendre en fonction de la répartition des carènes. En effet, puisque les feuilles sont toujours situées sur les carènes, il ne peut y avoir de feuille angulaire que dans le cas où, la

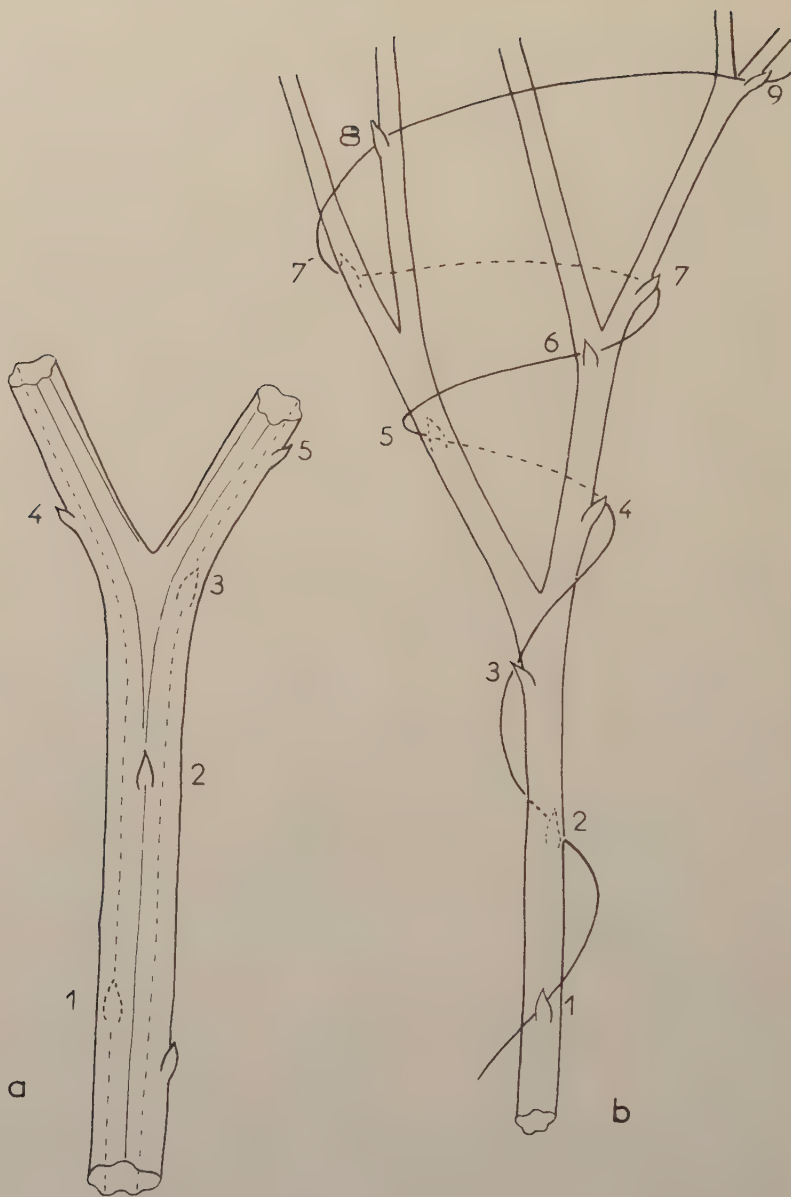


FIGURE 2

- a) Ramification d'une tige à cinq carènes. Les cinq carènes se répartissent également entre les branches filles par suite de la bifurcation de la carène qui porte la feuille 2 (feuille qui pourrait alors être considérée comme feuille angulaire).
- b) Même tige que ci-dessus, moins grossie de façon à suivre la spire sur les ramifications de 1^{er} et de 2^e ordre. La phyllotaxie est de 2/5, la feuille 6 se retrouve au-dessus de 1, 7 et 7' au-dessus de 2, 8 au-dessus de 3 et 9 au-dessus de 4. (Les carènes n'ont pas été figurées pour alléger le dessin.)

tige ayant un nombre impair de carènes, une de ces dernières se dédouble. Or, même dans ce cas, entre la feuille angulaire et la base de la ramification, se trouvent une (fig. 2 a) ou plusieurs autres feuilles ; on peut alors hésiter à parler de feuille angulaire.

La recherche de la feuille angulaire amène tout naturellement à l'étude de la disposition des feuilles sur la tige, c'est-à-dire de la phyllotaxie. Deux théories s'affrontent : la théorie de la spirale génératrice élaborée par SCHIMPER (1829) et celle de PLANTEFOL (1946) ou des hélices multiples. La théorie de la spire génératrice n'est valable que pour les feuilles alternes ; suivant cette théorie :

1° les feuilles portées par la tige sont disposées suivant une spirale unique ;

2° sur cette spire, les feuilles successives divergent entre elles et la divergence est constante pour une espèce donnée.

PLANTEFOL critique sévèrement ces deux notions qui lui apparaissent sans fondement. Il énonce d'autres lois dont les principales sont les suivantes :

— Les feuilles, qu'elles soient verticillées ou alternes, sont disposées sur des hélices en nombre variable suivant les plantes considérées ; il y a, le plus souvent, deux hélices ou davantage, rarement une seule.

— Prolongées sur la tige par leur segment foliaire, les feuilles apparaissent contiguës sur une même hélice. Les segments foliaires organisés à partir des ébauches foliaires peuvent être juxtaposés, se recouvrir partiellement par un bord, se recouvrir totalement. Dans ce dernier cas, l'hélice foliaire est transformée en orthostique.

A l'heure actuelle, chacune de ces deux théories conserve ses partisans et c'est sans aucun parti pris que l'étude de la disposition des feuilles chez *P. triquetrum* a été faite, en essayant successivement d'appliquer les deux théories.

A notre connaissance, il n'y a que peu de publications sur la phyllotaxie de *Psilotum* et elles sont toutes anciennes, de sorte que leurs auteurs (PRANTL, 1876 ; SOLMS-LAUBACH, 1884 ; FORD, 1904) ont recherché la spire et l'angle de divergence. Dans la partie terminale, triquètre ou bicarénée, les feuilles

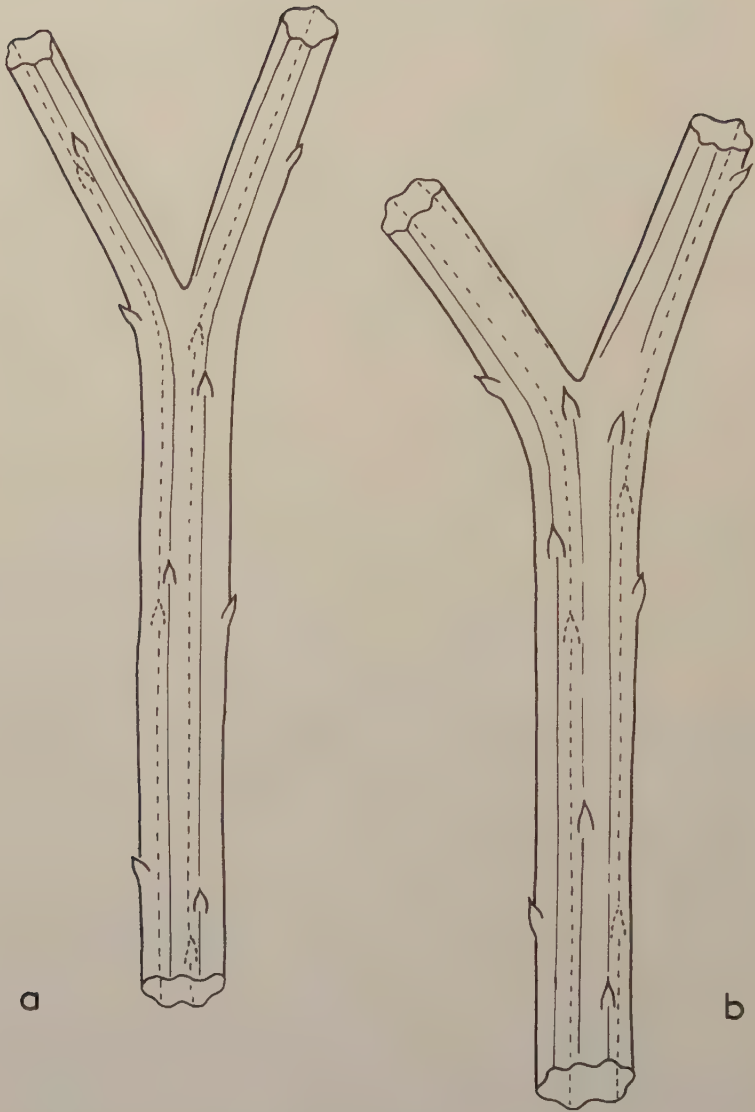


FIGURE 3

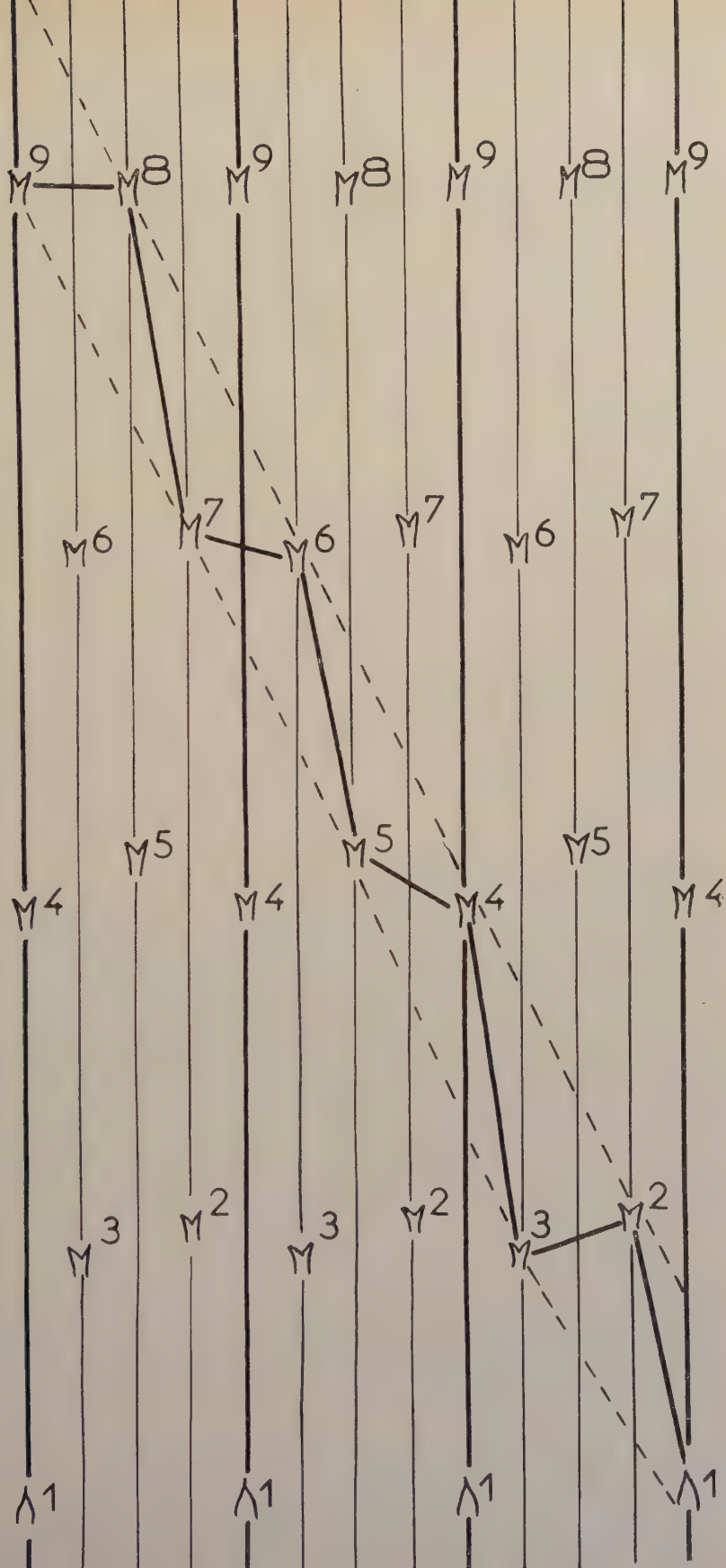
- a) Ramification d'une tige sexangulaire. Les six carènes se répartissent également entre les deux branches filles. Trois feuilles sont presque au même niveau sur la tige; on retrouve trois feuilles presque au même niveau sur l'ensemble de ses deux rameaux.
- b) Tige à sept carènes avec répartition inégale 4-3 entre les deux branches filles sur lesquelles se forment deux nouvelles carènes.

sont régulièrement disposées suivant une spirale qui peut être dextre ou sénestre dans la même plante. L'angle de divergence entre deux feuilles successives est $1/3$ ou $1/2$ suivant la tige considérée. Dans la partie basale, la régularité est beaucoup moins constante. Un angle de divergence constant de $2/5$ a été trouvé dans certaines tiges pentagonales (fig. 2 b). Le plus souvent les feuilles sont disposées sans aucun ordre apparent, plusieurs d'entre elles pouvant être groupées presque au même niveau (fig. 3 a). Dans ces cas très fréquents, la spire génératrice n'a pu être suivie qu'en faisant appel à la métatopie qui est un déplacement anormal de la spire. Il est en effet fréquent que la spire ne monte pas régulièrement de bas en haut ; sa montée est alors interrompue par de légères descentes (fig. 6 a, b, c ; fig. 7 a, b). Il semble, dans ce cas, que la spire ne classe plus les feuilles dans l'ordre de leur naissance et, par conséquent, qu'elle ne soit plus génératrice.

La prosothèse est une altération de la divergence et ne se rencontre que dans les tiges à 4 ou 6 côtes (nombre pair). De très nombreuses observations sur des parties basales de tiges ont en effet conduit aux conclusions suivantes : lorsque le nombre des carènes est impair, l'angle de divergence entre les feuilles de la spire est constant pour une tige donnée. Il est de $2/5$ pour une tige à cinq carènes (fig. 6 b), $2/7$ pour une tige à sept carènes (fig. 6 c). Lorsque le nombre de carènes est pair (4 ou 6) l'angle de divergence entre les feuilles d'une même spire varie régulièrement. Ainsi dans les tiges quadrangulaires, il passe régulièrement de $1/2$ à $1/4$ (fig. 1 c, fig. 4, fig. 7 a) : dans les tiges sexangulaires il est de deux fois $2/6$, une fois $1/6$ (fig. 5 et 7 b). La spire présente ainsi à chaque tour un palier et une remontée brusque, cette dernière correspondant à la diminution de l'angle de divergence (fig. 4 et 5). On pourrait ainsi prévoir la phyllotaxie d'une tige à huit côtes (tige non observée) : l'angle de divergence serait de trois fois $2/8$, une fois $1/8$. On retrouve également des variations rythmiques de divergence dans la spire de sens inverse. Ainsi les feuilles d'une tige hexagonale présentent des divergences successivement de $2/6$ $2/6$ $3/6$. Cette spire est beaucoup plus difficile à suivre que la précédente qui peut être dextre ou sénestre. La spire génératrice

FIGURE 4

Surfaces développées d'une tige quadrangulaire mettant en évidence l'irrégularité de la spire « génératrice » avec des paliers et des remontées brusques. Noter la variation rythmique de l'angle de divergence ($1/2$ $1/4$ $1/2$ etc.) et la brusque remontée de la spire lorsque l'angle de divergence est au minimum ($1/4$).



peut, dans de nombreux cas, être suivie sur les deux premières ramifications. Soit la figure 1 a: il est net que la spire correspondant aux feuilles 1, 2 et 3 se poursuit avec 4 sur l'une des deux branches filles.

Une observation analogue avait été faite par SOLMS LAUBACH qui avait choisi *P. flaccidum* comme sujet d'étude à cause de sa phyllotaxie $1/2$. L'auteur admet que les premières feuilles appartenant aux deux branches continuent l'arrangement distique comme s'il n'y avait pas eu de ramifications mais que, plus haut, chaque branche assume l'arrangement distique usuel. Sur la même plante, PRANTL avait trouvé, à l'inverse de SOLMS LAUBACH, que dans la plupart des cas la spire se poursuit dans l'une des branches de la ramification, l'autre branche assurant sa propre phyllotaxie. Il est évident que ces deux auteurs défendaient ainsi leurs opinions sur le problème de la dichotomie.

Dans les parties basales, mes observations ont été faites sur des tiges qui présentaient une phyllotaxie nette de $2/5$. Le choix a porté également sur des branches dont les ramifications « dichotomes » de même ordre se trouvaient au même niveau. Dans ces conditions on peut constater que la spire foliaire se poursuit sur le pourtour du système de ramifications comme si ces dernières n'existaient pas. La figure 2 b montre que, si nous prenons comme point de départ les feuilles 1, 2 et 3 situées sur la partie basilaire de la tige, la spire se poursuit avec les feuilles 4, 5 et 6 situées sur les deux ramifications de premier ordre. La phyllotaxie $2/5$ est encore très nette car la feuille 6 se retrouve au-dessus de la feuille 1. De même la feuille 7, située sur une ramification de deuxième ordre, se retrouve au-dessus de la feuille 2. La carène qui porte cette feuille 2 se bifurque au niveau de la « dichotomie » et les deux carènes se partagent sur les ramifications de premier ordre. Elles portent respectivement les feuilles 7 et 7' situées ainsi au-dessus de 2. Les feuilles 8 et 9 se retrouvent au-dessus de 3 et 4. Il est ensuite difficile de suivre cette spire plus haut.

Des observations de même ordre ont été faites sur des tiges où l'angle de divergence varie. Soit la figure 1 c qui représente une tige quadrangulaire. Nous avons vu que l'angle de divergence passe de $1/2$ à $1/4$: de la feuille 2 à 3

l'angle est de $1/2$, de 3 à 4 il est de $1/4$, de 4 à 5 $1/2$, de 5 à 6 $1/4$, de 6 à 7 $1/2$. Les feuilles 6 et 7 se retrouvent donc sur les deux ramifications dans les positions qu'elles occuperaient sur la tige même. De même la figure « 3 a » représente une tige sexangulaire sur laquelle les feuilles sont groupées par trois : or ce pseudo-verticille se retrouve sur le pourtour des deux branches filles.

Le fait qu'on puisse suivre la spire d'une branche sur la partie inférieure de ses deux branches filles paraît, à première vue, un argument contre la théorie de la spire génératrice. Il est peu probable que l'impulsion génératrice puisse ainsi passer d'une branche à l'autre. Mais n'est-il pas possible que plusieurs primordiums foliaires soient déjà ébauchés, ou du moins déterminés, sur le pourtour de l'apex alors que les deux nouvelles apicales déjà formées ne sont pas encore nettement séparées l'une de l'autre.

En conclusion, si la théorie de la spire génératrice paraît satisfaisante dans quelques cas particuliers, notamment dans les tiges triquêtes, elle ne permet pas d'expliquer la disposition apparemment irrégulière des feuilles sur la plupart des parties basales des tiges. La théorie des hélices multiples sera-t-elle plus satisfaisante ?

Selon PLANTEFOL, l'une des conditions essentielles pour admettre l'existence d'une hélice foliaire est la contiguïté des feuilles sur cette hélice. Or chez *P. triquetrum*, à cause de l'étroitesse des bases foliaires, une seule contiguïté est possible, la contiguïté par superposition, c'est-à-dire que dans ce cas les hélices foliaires correspondraient aux orthostiques. Il y aurait par conséquent autant d'hélices que de carènes soit 2, 3, 4, 5, 6, 7 suivant la grosseur de la tige. Le point végétatif comportant autant de centres générateurs de feuilles qu'il y a d'hélices foliaires, il y aurait suivant la tige considérée 2, 3, 4, 5, 6 ou 7 centres générateurs de feuilles. La répartition des orthostiques au niveau des ramifications se fait de façon égale ou inégale et a déjà été envisagée antérieurement à propos de l'étude des carènes.

Le fait que, dans une tige cannelée, les hélices foliaires correspondent aux orthostiques satisfait entièrement l'esprit. Il est cependant bien évident que le choix d'orthostiques au lieu de parastiques repose uniquement sur le caractère de

« contiguïté par superposition » des feuilles, caractère qui peut être discuté par suite de la distance considérable (3, 4 et même 5 cm) qui sépare deux feuilles voisines sur un même orthostique. CAMEFORT (1956), dans une étude phyllostaxique, n'exclut pas la possibilité de disjonction des éléments appartenant à une même hélice et écrit, page 171 : « La disjonction des éléments appartenant à une même hélice foliaire peut être provoquée par la dilatation de l'anneau initial. »

J'ai été amenée à rechercher d'autres hélices foliaires sur lesquelles les feuilles ne seraient pas contiguës. On peut, en rejoignant de proche en proche les feuilles situées sur deux carènes voisines, tracer deux séries d'hélices foliaires, les unes dextres, les autres senestres. On les désignera sous le nom d'hélices foliaires obliques pour les distinguer des orthostiques. Le long de chacune de ces hélices, la divergence foliaire reste constante. Plusieurs observations suggèrent que ces hélices pourraient avoir une importance dans la production des feuilles. Elles peuvent être suivies sur toutes les tiges (fig. 6, 7, 8) même dans le cas fréquent où les feuilles sont groupées par trois (tige sexangulaire). La figure 7 b montre que toutes les feuilles sont disposées sur trois hélices foliaires obliques, également espacées et parallèles entre elles. Chaque feuille du groupe de trois appartient à une hélice différente.

La deuxième observation concerne la disposition des feuilles à nombre pair de carènes. On a vu, plus haut, que la spire foliaire présente de très brusques remontées chaque fois que l'angle de divergence diminue. Si l'on examine la figure 7 b, on peut remarquer que, précisément, la diminution de l'angle de divergence se fait parallèlement aux hélices senestres (3-4, 6-7, 9-10, 12-13). Ce déplacement est des plus nets dans certains rameaux sporangifères dont les sporanges paraissent groupés par deux (fig. 7 a) : chaque groupe est décalé vers la droite par rapport au groupe précédent.

Envisageons à présent la répartition de ces hélices obliques dans la zone de ramification. Lorsqu'il y a deux hélices, chaque hélice passe dans une ramification. Si le tronçon de tige compris entre deux ramifications consécutives est plus court que l'intervalle qui sépare deux feuilles voisines sur

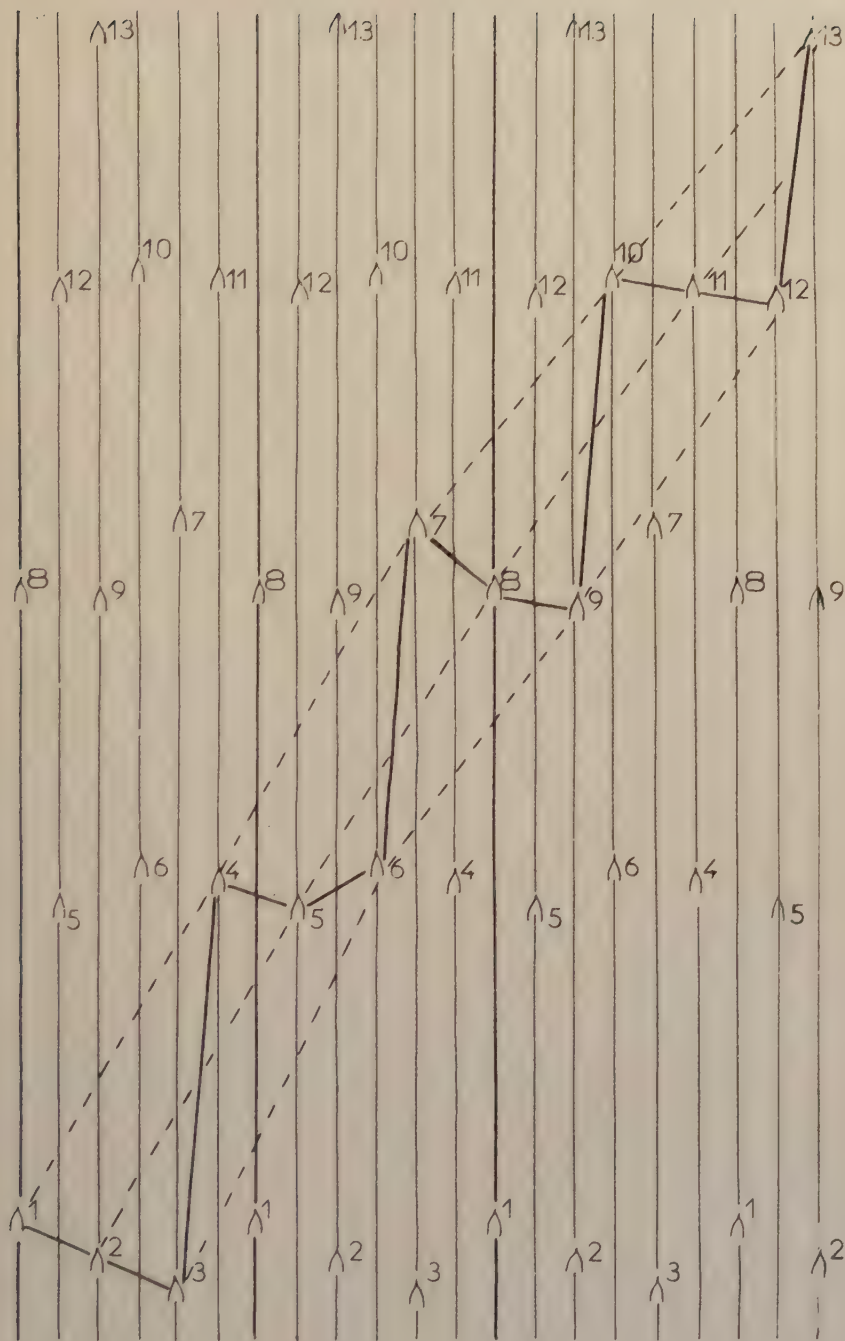


FIGURE 5

Surfaces développées d'une tige sexangulaire mettant en évidence l'irrégularité de la spire « génératrice » avec des paliers ou de légères descentes et des remontées brusques. Noter la variation rythmique de l'angle de divergence (2,6 2,6 1,6 2,6 2,6) et la brusque remontée de la spire lorsque l'angle de divergence est au minimum (1/6).

FIGURE 6

- a) Surface développée d'une tige triquètre sporangifère sur laquelle les synanges sont anormalement groupés par deux (on n'a pas représenté les sporanges mais seulement les feuilles bifides qui les portent). L'angle de divergence est $1/3$. La différence des numéros d'ordre des feuilles contiguës sur les deux hélices contraires à la spire est 2 (intervalles entre les feuilles 1-3-5-7-9 et 4-6-8-10).
- b) Surface développée d'une tige à cinq carènes. L'angle de divergence est $2/5$. La différence des numéros d'ordre des feuilles contiguës sur les deux hélices contraires à la spire est 2 (intervalles entre les feuilles 2-4-6-8-10 et 1-3-5-7-9). La différence sur les trois autres hélices (non représentées) est 3 (intervalles entre les feuilles 1-4-7-10, 2-5-8, 3-6-9).
- c) Surface développée d'une tige à sept côtes. L'angle de divergence est $2/7$. La différence des numéros d'ordre des feuilles contiguës sur les trois hélices contraires à la spire est 3 (intervalles entre les feuilles 1-4-7-10-13, 2-5-8-11 et 3-6-9-12). Cette différence sur les quatre autres hélices (non représentées) est 4 (intervalles entre les feuilles 1-5-9, 2-6-10, 3-7-11, 4-8-12).

Spire « génératrice » = trait plein.
Parastiques = tiret-point.

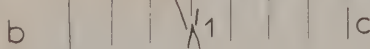
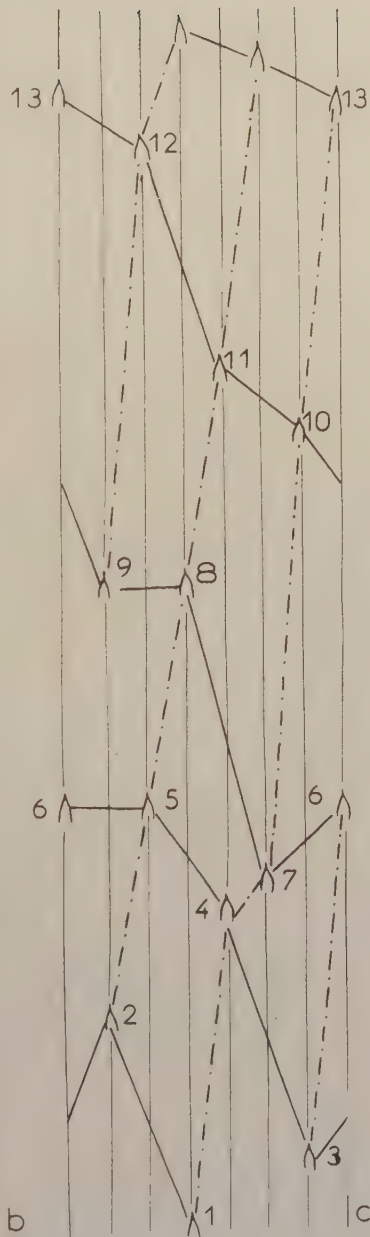
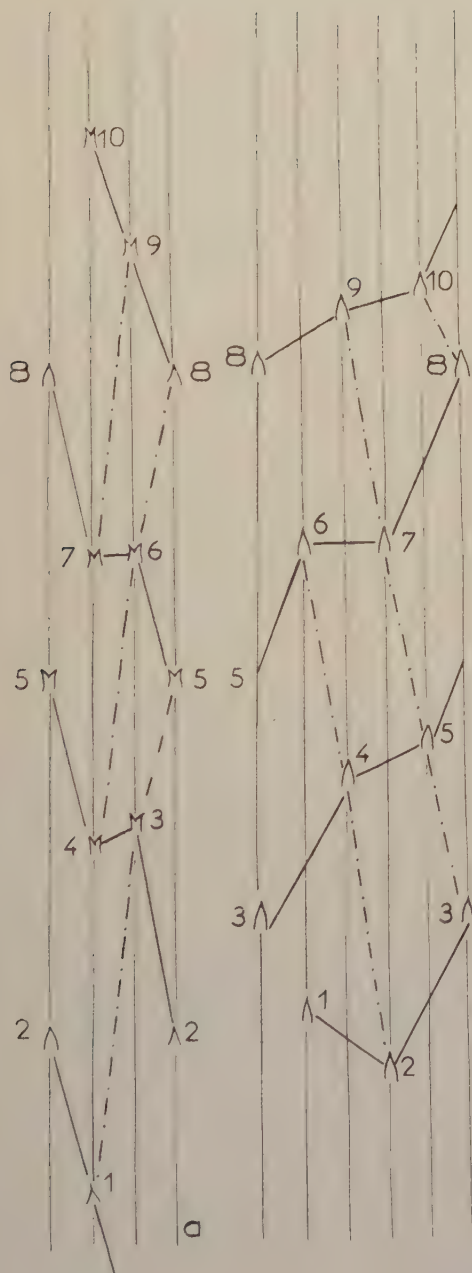
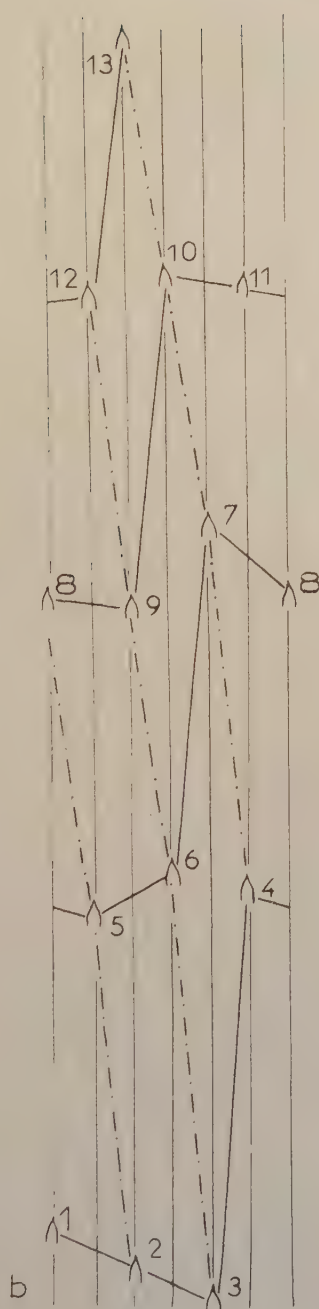
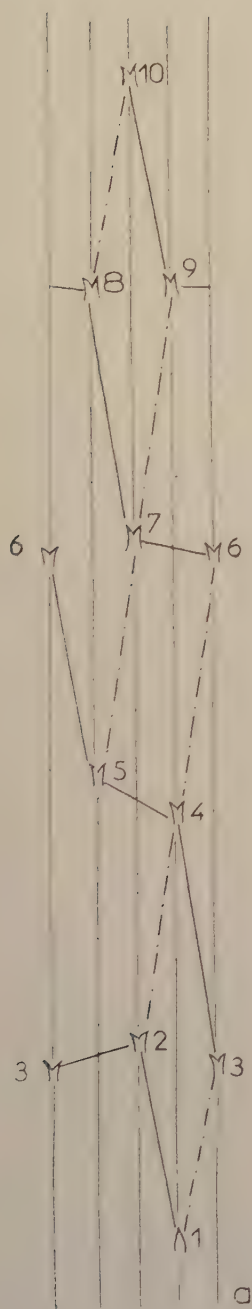


FIGURE 7

- a) Surface développée d'une tige quadrangulaire sporangifère sur laquelle les sporanges sont anormalement rapprochés deux à deux, à des niveaux voisins. L'angle de divergence est alternativement $1/4$ (intervalle entre feuilles 1 et 2), $1/2$ (feuille 2 à 3), $1/4$ (feuille 3 à 4), $1/2$ (feuille 4 à 5) etc. La spire présente à chaque tour une brusque remontée qui correspond à la diminution de l'angle de divergence. Cette remontée se trouve régulièrement décalée vers la droite (intervalles entre les feuilles 1-2, 3-4, 5-6, 7-8, 8-10). La différence des numéros d'ordre des feuilles contiguës sur les deux hélices contraires à la spire est 2 (1-3-5-7-9, 2-4-6-8-10).
- b) Surface développée d'une tige sexangulaire. L'angle de divergence est alternativement $2/6$ (feuille 1-2), $2/6$ (feuille 2-3), $1/6$ (feuille 3-4), $2/6$ (feuille 4-5), $2/6$ (feuille 5-6). La remontée de la spire se trouve décalée vers la gauche (intervalles entre les feuilles 3-4, 6-7, 9-10, 12-13). La différence des numéros d'ordre des feuilles contiguës sur les trois hélices contraires à la spire est 3 (2-5-8-11, 3-6-9-12, 4-7-10-13).



l'hélice, il est aphyllé ; or ce caractère avait étonné de nombreux auteurs anciens. Si, au contraire, cette portion de tige est grosse et longue, non seulement elle porte les feuilles d'une des deux hélices pré-existantes, mais encore celles d'une hélice nouvellement formée. Puis ces deux hélices se séparent à nouveau, au niveau de la prochaine dichotomie, etc. Si la partie inférieure de la tige a trois hélices (fig. 8), deux passent dans l'une des branches, la troisième dans l'autre, cette répartition inégale étant compensée par la formation d'une nouvelle hélice. On constate donc que, contrairement à la spire qui devient assez vite imprécise dès les deuxième

<i>Angle de divergence sur la spire génératrice</i>	<i>Nombre de carènes et d'orthostiques</i>	<i>Nombre d'hélices obliques à pente faible</i>
$\frac{1}{3}$	3	1 et 2
$\frac{1}{2} \frac{1}{4} \frac{1}{2} \frac{1}{4}$ etc...	4	2 et 2
$\frac{2}{5}$	5	2 et 3
$\frac{2}{6} \frac{2}{6} \frac{1}{6} \frac{2}{6} \frac{2}{6}$	6	3 et 3
$\frac{2}{7}$	7	3 et 4
$\frac{2}{8} \frac{2}{8} \frac{2}{8} \frac{1}{8} \frac{2}{8} \frac{2}{8} \frac{2}{8}$	8 ?	4 et 4

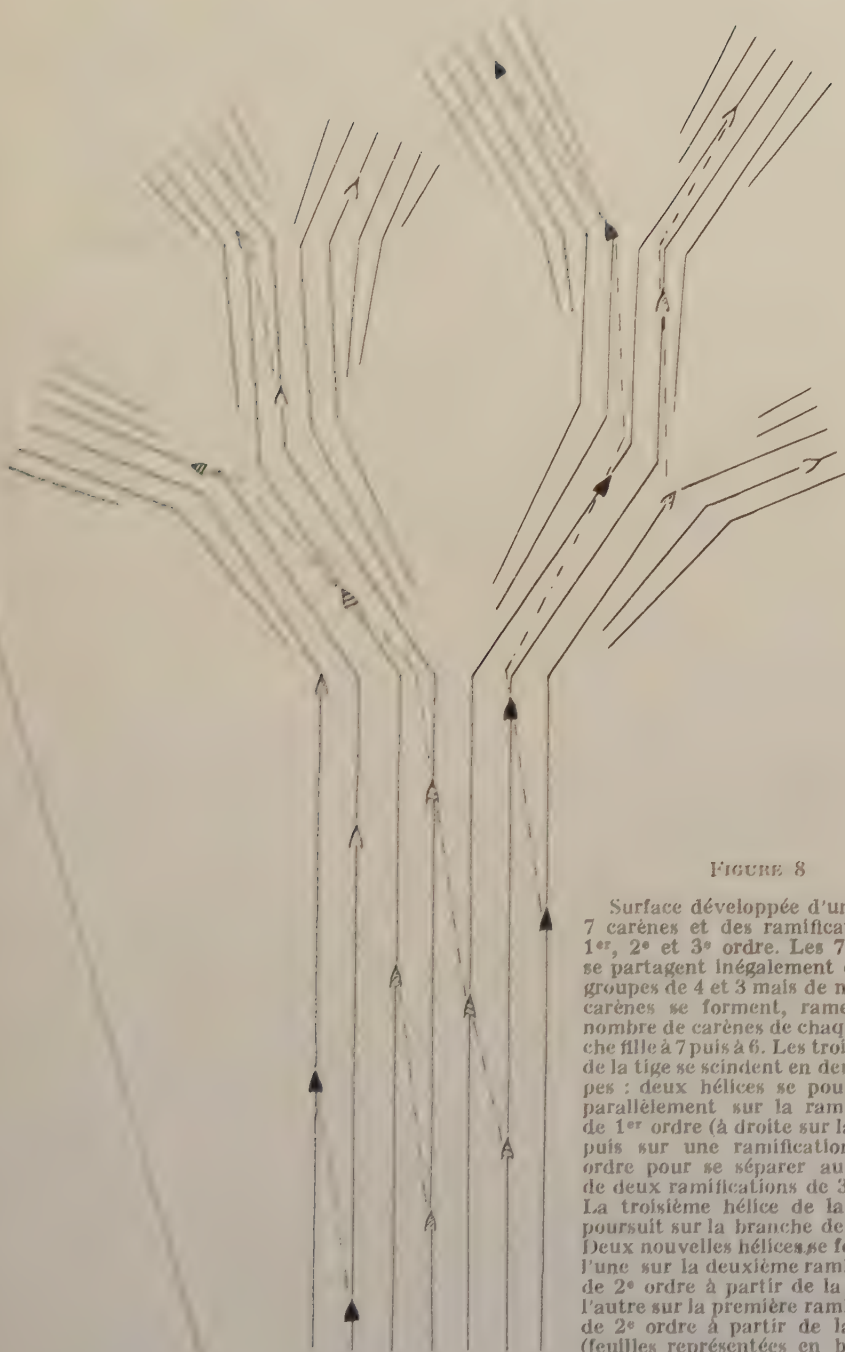


FIGURE 8

Surface développée d'une tige à 7 carènes et des ramifications de 1^{er}, 2^e et 3^e ordre. Les 7 carènes se partagent inégalement en deux groupes de 4 et 3 mais de nouvelles carènes se forment, ramenant le nombre de carènes de chaque branche fille à 7 puis à 6. Les trois hélices de la tige se scindent en deux groupes : deux hélices se poursuivent parallèlement sur la ramification de 1^{er} ordre (à droite sur la figure) puis sur une ramification de 2^e ordre pour se séparer au niveau de deux ramifications de 3^e ordre. La troisième hélice de la tige se poursuit sur la branche de gauche. Deux nouvelles hélices se forment : l'une sur la deuxième ramification de 2^e ordre à partir de la gauche, l'autre sur la première ramification de 2^e ordre à partir de la droite (feuilles représentées en blanc).

ou troisièmes bifurcations, les hélices se suivent sur toute la hauteur de la tige, de la base à la région distale. Dans les deux dernières ramifications, l'une des hélices nouvellement formée peut changer de sens.

En conclusion, il semble que la phyllotaxie de *P. triquetrum* s'explique mieux par la théorie des hélices foliaires multiples que par celle de la spire génératrice qui, notamment dans les cas où les carènes sont en nombre pair, ne peut être utilisée qu'en faisant régulièrement appel à la métatopie et à la prosentèse. Un problème subsiste cependant car l'étude précédente a montré que le choix entre les orthostiques et certaines hélices obliques semble assez arbitraire. Seules des expériences de traumatisme de l'apex pourraient permettre de décider si l'une de ces séries a ou non une signification physiologique. On se contentera donc d'une phyllotaxie descriptive résumée sur le tableau page 40.

B. — RHIZOME

La partie souterraine du sporophyte de *P. triquetrum* est constituée d'une masse enchevêtrée d'axes cylindrique brunâtres, très irrégulièrement ramifiés et dont le diamètre oscille entre 1 et 3 mm (planche III a). Ces rhizomes croissent aussi bien horizontalement que verticalement : dans ce dernier cas ils peuvent aussi bien s'enfoncer dans le sol que s'élever vers la surface. Ils sont couverts de longs poils rudes qui peuvent atteindre 1 mm et plus à une certaine distance de l'apex. Dans les régions âgées, ces poils sont généralement cassés, ce qui laisse voir sur la surface brune du rhizome des taches circulaires jaune pâle, qui correspondent à des « méristèmes dormants ».

La ramification peut être dichotomique et donner naissance à deux branches filles de vigueur égale ou non. Mais très souvent l'axe principal porte des axes secondaires d'importance variable qui peuvent être perpendiculaires. Nous verrons par la suite que toutes ces ramifications sont la plupart du temps en rapport avec des traumatismes qui subit l'apex

dans le sol. En effet, si l'on examine les extrémités apicales du rhizome de *P. triquetrum*, on remarque que nombre d'entre elles présentent des taches brunâtres correspondant à des blessures occasionnées par la présence dans le sol de matériaux durs contre lesquels les apex en voie de croissance sont venus buter.

Tous les apex et les régions apicales sont blanc jaunâtre et dépourvus de poils. Leur forme et leur taille varient énormément.

Certains apex terminaux sont coniques, presque pointus et dépourvus de rhizoïdes sur une longueur de 3 à 5 mm. On les observe dans les rhizomes à croissance oblique vers la surface du sol et destinés à donner des tiges aériennes ainsi que dans tous les rhizomes à croissance rapide.

Dans les parties souterraines très ramifiées, les apex sont généralement dépourvus de poils sur une région peu étendue et ont la forme d'un dôme surbaissé.

CHAPITRE II

ANATOMIE

L'étude morphologique a montré que les axes, qu'ils soient aériens ou souterrains, forment la partie essentielle de *P. triquetrum*. Les feuilles sont très petites et se présentent comme de simples écailles triangulaires, constituées de parenchyme lacuneux limité par un épiderme sans stomates. L'étude anatomique portera donc uniquement sur les axes.

Ces derniers présentent une structure monostélisque et un endoderme à cadres. Ces cadres ne se colorent pas après traitement au Soudan III, par contre ils rougissent fortement après l'action de la phloroglucine et de l'acide chlorhydrique ; ils sont donc lignifiés. De nombreuses différences existent cependant entre tige aérienne et rhizome. Les rapports entre le diamètre du cylindre central et le diamètre total ne sont pas les mêmes dans les deux organes. Dans le rhizome le cylindre central est proportionnellement plus petit, puisqu'il représente le $\frac{1}{6}$, parfois même le $\frac{1}{8}$, du diamètre total alors que, dans la tige, il est de l'ordre du $\frac{1}{4}$ ou du $\frac{1}{5}$. D'autres différences portent également sur l'épiderme, l'écorce et la stèle dont l'étude fera l'objet de ce chapitre. Un appendice sera consacré aux mycorhizes de *P. triquetrum*.

A. — ÉPIDERME ET ÉCORCE

1^o PARTIE VERTE.

a) *Epiderme avec stomates.*

Les cellules épidermiques sont allongées parallèlement à l'axe de la tige. En coupe transversale, elles apparaissent allongées radialement avec une paroi externe très fortement épaissie et lignifiée, tandis que les parois latérales et internes, également lignifiées, restent minces. La cuticule est épaisse et les stomates sont localisés dans les vallécules. Ces stomates ont été étudiés en 1917 par REHFOUS et en 1926 par ZIMMERMAN. Dans le présent travail les données de ces auteurs ont été simplement vérifiées.

Un stomate vu de face est représenté figure 9 a. L'allongement des cellules stomatiques se fait dans le même sens que celui des cellules épidermiques ordinaires, c'est-à-dire parallèlement à l'axe de la plante. L'ostiole est rempli de fins grains de cire qui se dissolvent dans l'éther ou le toluène. WULF ayant étudié de telles occlusions sur différentes plantes, admet que ces couches de cire sur les stomates sont avantageuses car elles amoindrissent la sortie de la vapeur d'eau à travers l'ostiole et abaissent la transpiration spécialement grande des cellules de bordure.

En coupe transversale polaire (fig. 9 b), les cellules stomatiques apparaissent peu enfoncées par rapport aux cellules épidermiques voisines. Chaque cellule ainsi coupée se présente comme un rectangle traversé par une diagonale délimitant deux triangles. L'un des triangles n'est autre que la cavité cellulaire tandis que l'autre, adossé à une cellule épidermique, correspond à un épaissement de la membrane squelettique, fortement lignifié dans sa moitié supérieure. La lignine est distribuée en lamelles rayonnantes. REHFOUS avait remarqué cette orientation mais admettait qu'il s'agissait de cutine. Or la lignine a été très nettement caractérisée par la phloroglucine et l'acide chlorhydrique. Les parois anti-

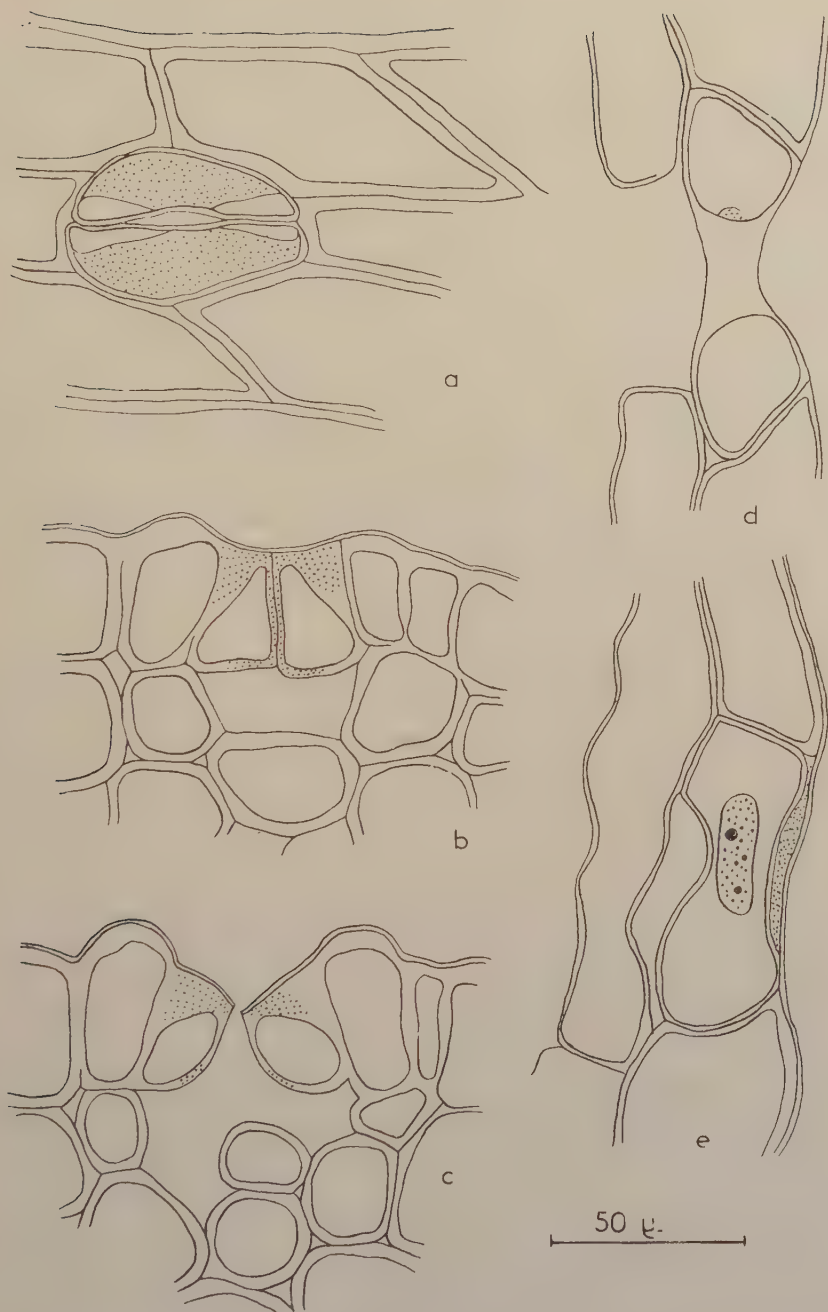


FIGURE 9

- a) Stomate vu de face.
- b) Stomate vu en coupe transversale polaire.
- c) Stomate vu en coupe transversale médiane.
- d) Cellule stomatique en coupe longitudinale médiane.
- e) Cellule stomatique en coupe longitudinale tangentielle (parties lignifiées en pointillé).

clines, par lesquelles les deux cellules sont en contact, ainsi qu'une moitié de la paroi péricline interne sont lignifiées (fig. 9 b).

En coupe transversale médiane (fig. 9 c), on retrouve le même épaississement. Cependant les deux cellules stomatiques ne sont plus en contact quand l'ostiole est ouvert. Leur côté latéral et interne n'est formé que par une seule paroi courbe qui présente en son milieu une bande lignifiée. De plus, comme dans la coupe polaire, les cellules sont recouvertes de cuticule mais, ici, la cuticule se termine vers l'ostiole par un bec.

En coupe longitudinale, nous retrouvons ces différentes zones et nous pouvons constater que le lumen cellulaire est en forme d'haltère (fig. 9 d, e). Le noyau allongé est situé au niveau de l'étranglement.

b) *Ecorce.*

L'écorce peut elle-même être divisée en trois zones :

- une zone de parenchyme lacuneux et assimilateur,
- une zone sclérenchymateuse,
- une zone de parenchyme tanifère ou à phlobaphène suivant l'âge de la tige.

Le parenchyme assimilateur est constitué de deux à trois couches de cellules qui ont une forme très particulière : elles sont allongées parallèlement à l'axe de la tige et présentent à intervalles réguliers des étranglements. Les dilatations de deux cellules voisines sont en contiguïté, formant ainsi des travées séparées les unes des autres par d'énormes méats (fig. 10). Les nombreux chloroplastes de ces cellules ont été étudiés au microscope électronique par SUN (1961) qui en donne la description suivante : « Les chloroplastes de *Psilotum* sont ellipsoïdaux avec un axe principal d'environ $13\ \mu$ et un axe court de $3,6\ \mu$. Ils sont entourés d'une membrane bien définie constituée de deux couches. Dans le système lamellaire du stroma, les granas lamelleux apparaissent comme des régions nettement définies. Les granas ont environ 1 à $1,6\ \mu$ de diamètre. Ils sont distribués plus ou moins uniformément à travers tout le chloroplaste à part une étroite zone périphérique. »

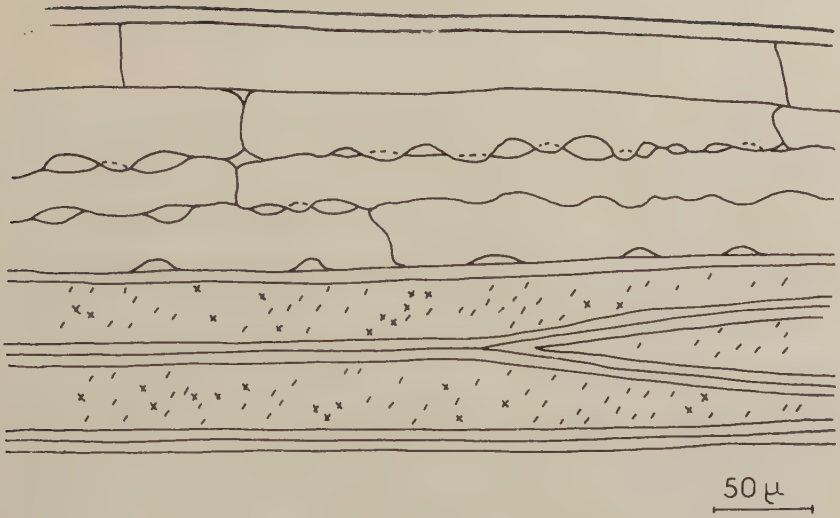


FIGURE 10

Coupe longitudinale de la partie externe de l'écorce d'une tige. On remarquera de haut en bas : l'épiderme, trois couches de cellules assimilatrices et le début de la zone sclérenchymateuse avec les ponctuations croisées.

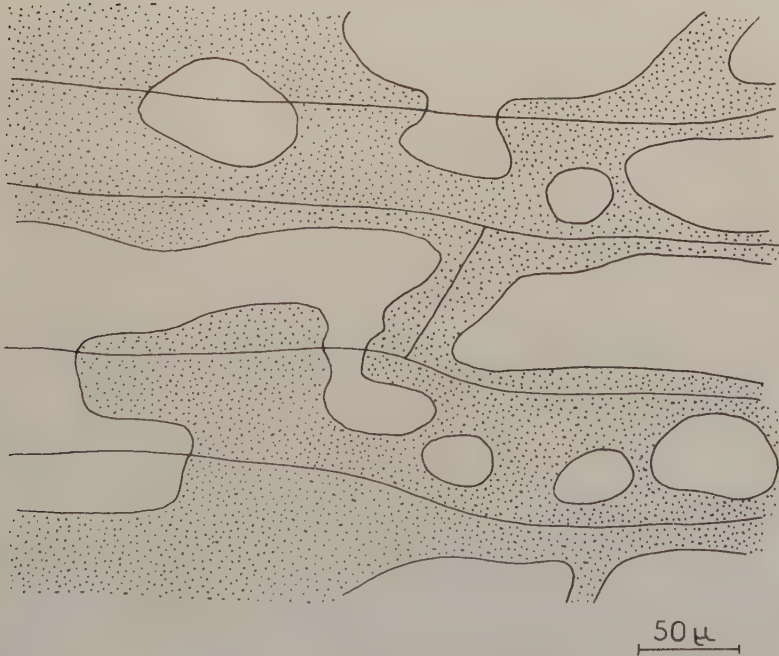


FIGURE 11

Coupe longitudinale de la zone à phlobaphènes. L'épaississement très important (en pointillé) forme un lâche réticule.

L'étude par chromatographie sur papier des pigments lipophiles m'a permis de mettre en évidence les deux chlorophylles α et β , un carotène et deux xanthophylles. Les spectres d'absorption des différents caroténoïdes élués, dont les maxima sont donnés dans le tableau suivant, permettent de penser que l'une des xanthophylles (la plus abondante) pourrait être la violaxanthine, l'autre la taraxanthine.

<i>Pigments</i>	<i>Solvants</i>	<i>Maxima d'absorption</i>
Carotène	Ethanol	315 410 445
	Chloroforme	320 455 palier vers 480 485
	Sulfure de carbone	305 475
	Hexane	310 420 445 472
Xanthophylle 1 Violaxanthine ?	Ethanol	315 412 440 470
	Chloroforme	320 425 455 480
Xanthophylle 2 Taraxanthine ?	Ethanol	310 415 435 465
	Chloroforme	422 448 475
	Sulfure de carbone	440 465 495

La zone sclérenchymateuse (fig. 10) est formée de longs éléments plus ou moins terminés en biseau et qui présentent de nombreuses punctuations. Ces punctuations sont de petite taille, allongées et obliques, le sens de l'allongement dans un élément étant perpendiculaire au sens de l'allongement dans l'élément voisin. Ainsi, en faisant varier la mise au point, elles apparaissent sous forme de croix.

La zone la plus interne du parenchyme cortical ne se lignifie pas mais, tout en restant mince, s'imprègne de tanin. Dans la partie basale de la tige, la paroi de ces cellules s'épaissit énormément. L'épaississement a lieu suivant un lâche réseau irrégulier qui apparaît incolore puis brun rouge à brun noir sur une coupe non colorée (fig. 11; planche II a et b). Le fait que les réactions de la lignine, de la subérine et de la cutine restent négatives et que les autres cellules corticales ont leur paroi imprégnée de tanin, laisse présumer qu'il s'agit de cellulose imprégnée de phlobaphènes.

2^o RHIZOME.

a) *Épiderme.*

Beaucoup plus homogène que dans la tige, l'écorce est limitée extérieurement par une assise de cellules d'aspect isodiamétrique en coupe transversale. En coupe longitudinale, elles apparaissent, comme les cellules épidermiques de la tige, allongées parallèlement à l'axe de l'organe. Ces cellules ne sont pas recouvertes de cuticule et toutes leurs parois restent minces bien qu'imprégnées de tanin. Elles portent de longs poils unicellulaires qui peuvent mesurer dans les cas extrêmes jusqu'à 1 mm de long. Les poils sont fragiles et généralement cassés sur un rhizome adulte. Ils sont brun rougeâtre et leur paroi est souvent épaissie à leur extrémité distale qui est entière ou plus ou moins bifide. Les essais en vue de mettre en évidence de la cutine, de la subérine ou de la lignine sont demeurés négatifs. On peut supposer que leur paroi contient des phlobaphènes.

Les poils se forment de la façon suivante : une cellule de la couche extérieure pousse une papille, son noyau se divise, l'un des noyaux fils reste dans la cellule, l'autre va dans la papille qui s'isole ensuite par une cloison. Cette nouvelle cellule s'allonge ensuite considérablement en doigt de gant jusqu'à ce qu'elle ait atteint sa taille définitive. Dans les jeunes poils, un deuxième cloisonnement a été très souvent observé, de sorte que le poil est constitué par une courte cellule basale et la cellule terminale beaucoup plus longue. Le fait que dans les poils adultes on ne retrouve qu'exceptionnellement cette cellule basale laisse supposer que la cloison formée disparaît généralement.

b) *Ecorce.*

Dans les rhizomes assez jeunes, tout le parenchyme cortical est constitué de cellules qui apparaissent polygonales sur une coupe transversale, et allongées suivant l'axe de l'organe sur une coupe longitudinale. Leurs parois, bien que minces, sont fortement imprégnées de tanin. Ceci peut expliquer les difficultés qui ont été rencontrées pour couper des portions de

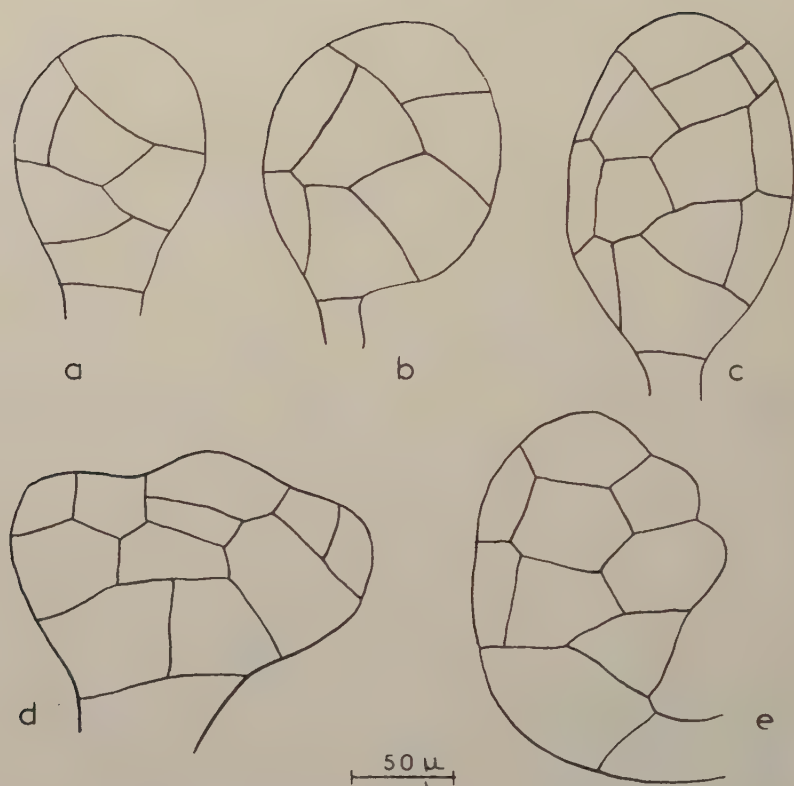


FIGURE 12

- a) b) c) Propagules à des stades différents. En c les divisions péricleinales latérales sont très visibles.
- d) Gemmule avec deux pointements qui correspondent peut-être au début de développement des rhizomes.
- e) Gemmule avec saillies des cellules latérales.

rhizome fixées et incluses à la paraffine. Les cellules corticales sont généralement très riches en amidon (1) sauf celles qui contiennent des mycéliums. En effet, les rhizomes de *Psilotum* sont souvent envahis par des champignons qui feront l'objet d'une étude spéciale.

Dans les rhizomes âgés, les deux ou trois couches de cellules situées immédiatement à l'extérieur de l'endoderme ont leur paroi très épaissie et colorée en brun rouge par des phlobaphènes. Cette zone ressemble exactement à celle que nous avons déjà trouvée dans la partie verte de la tige.

Des propagules ont été observées sur des rhizomes de faible calibre et d'apparence peu vigoureuse. Elles ont déjà fait l'objet d'un important travail de SOLMS LAUBACH (1884).

Les propagules se présentent sous forme de petites masses pluricellulaires, de forme ovoïde et rattachées au rhizome par un pédicelle. Elles se développent à partir de rhizoïdes et, comme ces derniers, sont de couleur jaune brun. Les parois externes sont très imperméables et toutes les tentatives de coloration vitale ont échoué. Vues latéralement, ces propagules paraissent très souvent constituées de la même manière (fig. 12 a, b, c). A leur extrémité apicale se trouve une seule cellule, alors que le corps de la propagule est formé de rangées longitudinales alternes de cellules. Des stades assez âgés (fig. 12 c et e) montrent que des cloisons périclinales isolent de chaque côté une rangée de cellules externes. Ces cellules externes se renflent (fig. 12 e) et SOLMS LAUBACH a montré que ce sont elles qui donnent naissance à un nouveau rhizome. Des stades aussi avancés n'ont malheureusement pas été observés. Seule la figure 12 d peut être interprétée comme une propagule dont le développement de deux rhizomes (l'un à droite, l'autre à gauche) est amorcé. SOLMS LAUBACH signale également que ces propagules ont la possibilité de donner naissance à d'autres propagules.

3^o PARTIE INTERMÉDIAIRE.

L'écorce est plus proche par ses caractères de l'écorce du rhizome que de celle de la tige. L'assise superficielle est dépourvue de stomates et de poils. La paroi de ses cellules

(1) Les grains d'amidon sont composés (fig. 13 c).

est imprégnée de tanin. Les cellules sous-jacentes ont aussi une paroi très tanifère. Près de l'endoderme, on retrouve les quatre à cinq couches de cellules dont les parois très épaissies sont imprégnées de phlobaphènes.

B. — STÈLE

1° XYLÈME ET MOELLE.

Le xylème des axes de *Psilotum* est constitué de trachéides qui, bien que parfaitement lignifiées puisqu'elles deviennent rouge vif après traitement à la phloroglucine et à l'acide chlorhydrique, ne présentent pas la réaction de Maule (1) considérée comme caractéristique du groupe syringique. TOWERS et GIBBS (1953) en ont conclu que la lignine de *Psilotum* serait exempte de syringaldéhyde mais contiendrait de la vanilline et du p-hydroxybenzaldéhyde. Si l'on compare ces résultats avec ceux rassemblés par HEGNAUER, page 202 (1962), on ne peut que constater la similitude qui existe entre la composition chimique de la lignine de *Psilotum* et celle d'autres Ptéridophytes, de Cycadées et d'une partie des Conifères, c'est-à-dire de groupes qu'on ne considère pas comme les plus évoluées des plantes vasculaires.

Bien que rhizome et tige aérienne soient tous deux monostéliques, la répartition des trachéides à l'intérieur de la stèle varie avec l'organe considéré.

a) *Le xylème dans le rhizome.*

Par suite de l'extrême ramification du rhizome, il convient d'étudier l'anatomie des différentes régions de cet organe en fonction de leur position et de leur âge.

Examinons tout d'abord le cas d'un rhizome encore jeune. La coupe doit intéresser une région éloignée de toute rami-

(1) Traitement pendant 5 minutes par le permanganate de potassium à 1 %, lavage à l'eau et décoloration par l'acide chlorhydrique étendu. Lavage à fond puis traitement par l'ammoniaque.

fication et de tout « méristème dormant ». En coupe transversale, on remarque une protostèle typique avec quelques trachéides centrales entourées de liber (fig. 13 a). Après coloration au vert d'iode et au carmin aluné, elles présentent toutes la même teinte vert franc. Une coupe longitudinale ne révèle que des trachéides scalariformes. Tous les auteurs, excepté BERTRAND, sont unanimes à admettre l'absence constante de trachéides annelées et spiralées. Comme BERNHORSR le signale, quelques trachéides peuvent être occasionnellement réticulées-scalariformes. Il est incontestable que ce xylème est primaire, mais s'agit-il de proto ou de métaxylème ? Avant d'en discuter, il a paru bon de rappeler très rapidement les diverses définitions données pour le protoxylème et pour le métaxylème. Les recherches bibliographiques de BUGNON (1925), ESAU (1943), GUSTIN et DE SLOOVER (1955) montrent fort bien la variabilité des concepts suivant les auteurs et la difficulté de donner une définition précise. Or *P. triquetrum* est certainement un cas où cette difficulté apparaît nettement puisque, selon les auteurs et leurs définitions, le xylème dans un jeune rhizome correspond soit à du protoxylème, soit à du métaxylème.

Prenons par exemple la définition d'ESAU : « The protoxylem usually matures before the organ complete its elongation. The metaxylem, which appears after the protoxylem, is in the process of différenciation while the organ is elongating and matures after this elongation is finished. » L'expérience a montré qu'une telle définition est délicate à appliquer dans le cas du rhizome de *P. triquetrum* par suite de la brièveté de la zone d'allongement. J'ai en effet mesuré la longueur des trachéides qui se forment les premières assez près de l'apex, ainsi que celles qui en sont à un centimètre. Pour cela, des fragments de rhizome d'un centimètre de longueur ont été bouillis dans une solution concentrée de potasse pendant vingt minutes. Après quoi, la masse ligneuse a été isolée sous la loupe binoculaire et mise à bouillir à nouveau vingt minutes dans la potasse. Les résultats sont rassemblés sur le tableau page 60. Il s'en dégage que les trachéides, bien que scalariformes, ont la possibilité après leur différenciation de doubler leur longueur. Mais le fait essentiel est de savoir à quel moment elles se lignifient (cette lignification

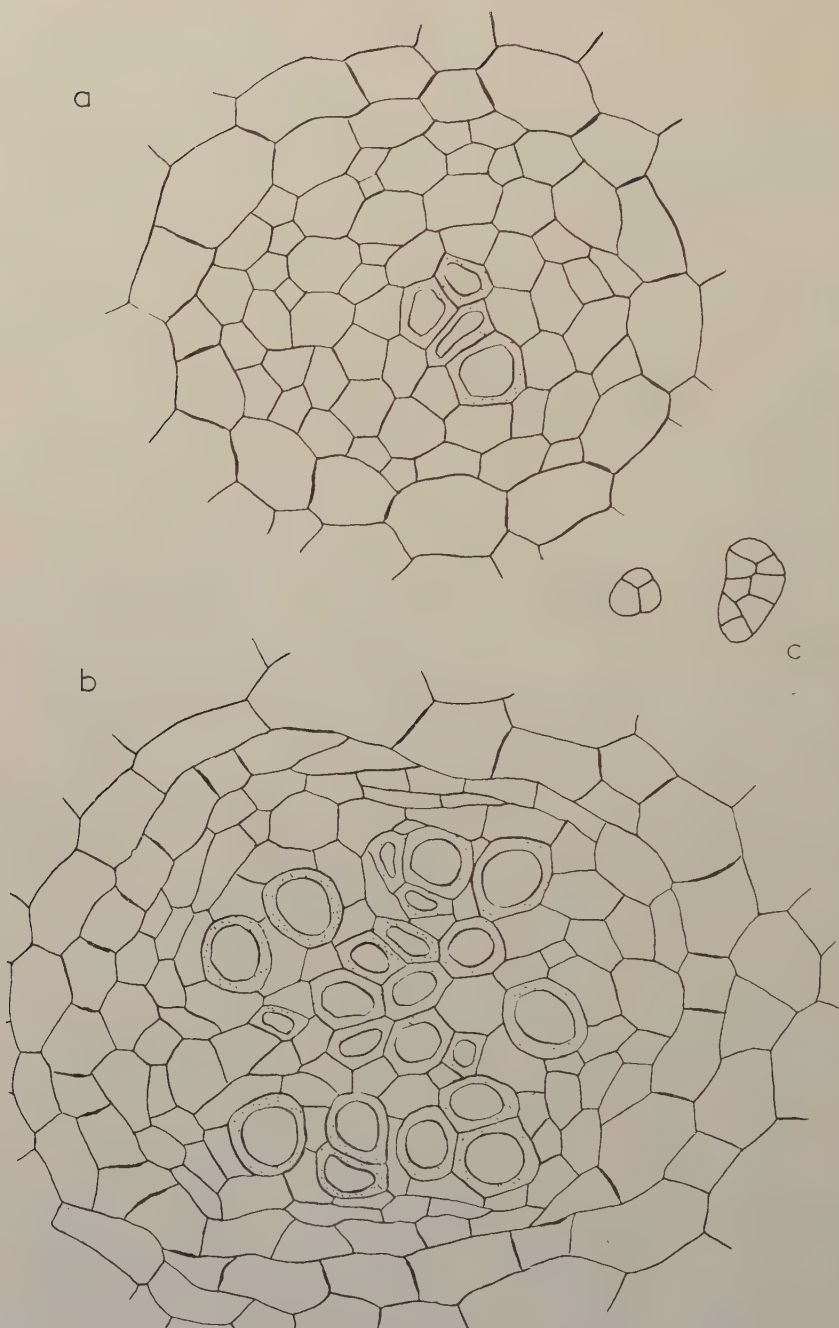


FIGURE 13

- a) Cylindre central d'un jeune rhizome avec le protoxylème.
- b) Cylindre central d'un rhizome âgé.
- c) Grains d'amidon composés des cellules corticales de rhizome.

correspondant au terme de « matures » d'ESAU). Or les trachéides du rhizome commencent à se lignifier dans la zone d'allongement pour achever cette lignification lorsque l'allongement est terminé. La définition d'ESAU paraît donc peu satisfaisante dans ce cas précis.

De nombreux auteurs se basent sur l'ornementation des parois pour séparer proto et métaxylème. Pour les uns, le protoxylème est caractérisé par des épaississements annelés ou spirales; le xylème du rhizome de *P. triquetrum* correspondrait alors à du métaxylème. Pour les autres, l'ornementation peut être spiralee, annelée, scalariforme ou réticulée. Dans ce dernier cas, les trachéides scalariformes du rhizome de *P. triquetrum* pourraient correspondre à du protoxylème. Devant cet état de fait, il s'est avéré nécessaire de rechercher la définition originale du protoxylème. Ce terme a été créé en 1872 par Russow et comme le souligne fort bien BUGNON (1925) « la notion de protoxylème fut pour son créateur d'ordre essentiellement ontogénique ». Russow écrivit à propos de *P. triquetrum* : « Bei *Psilolum triquetrum* kommen in den Rhizoiden keine Elemente mit leistenartigen Verdickungen, sondern nur Treppentracheiden vor, auch die Protoxylemzellen sind hier Treppentracheiden » (*loc. cit.*, 1875, p. 21). On conclura donc en soulignant que les premiers éléments du xylème différenciés dans le rhizome (protoxylème au sens de Russow) sont des trachéides scalariformes. On peut se demander s'il n'y a pas une relation entre cette ornementation et le fait que dans le rhizome la zone d'allongement est très courte. En effet, si la corrélation physiologique entre le mode d'épaississement et l'étirement est rejetée par BUGNON, elle est confirmée par les recherches de SMITH et KERSTEN (1942). Ces auteurs ont en effet démontré que, si l'on irradie une plante de *Vicia faba* avec des R. X. mous, l'étirement de la pointe est bloqué : parallèlement le nombre des vaisseaux protoxylémiens diminue. Le cas du rhizome de *P. triquetrum* paraît un argument en faveur de cette corrélation.

Considérons maintenant un rhizome présentant une ramification « dichotomique » et dépourvu de méristèmes dormants. Une série de coupes est pratiquée de la branche mère aux branches filles. Le premier signe de la bifurcation est

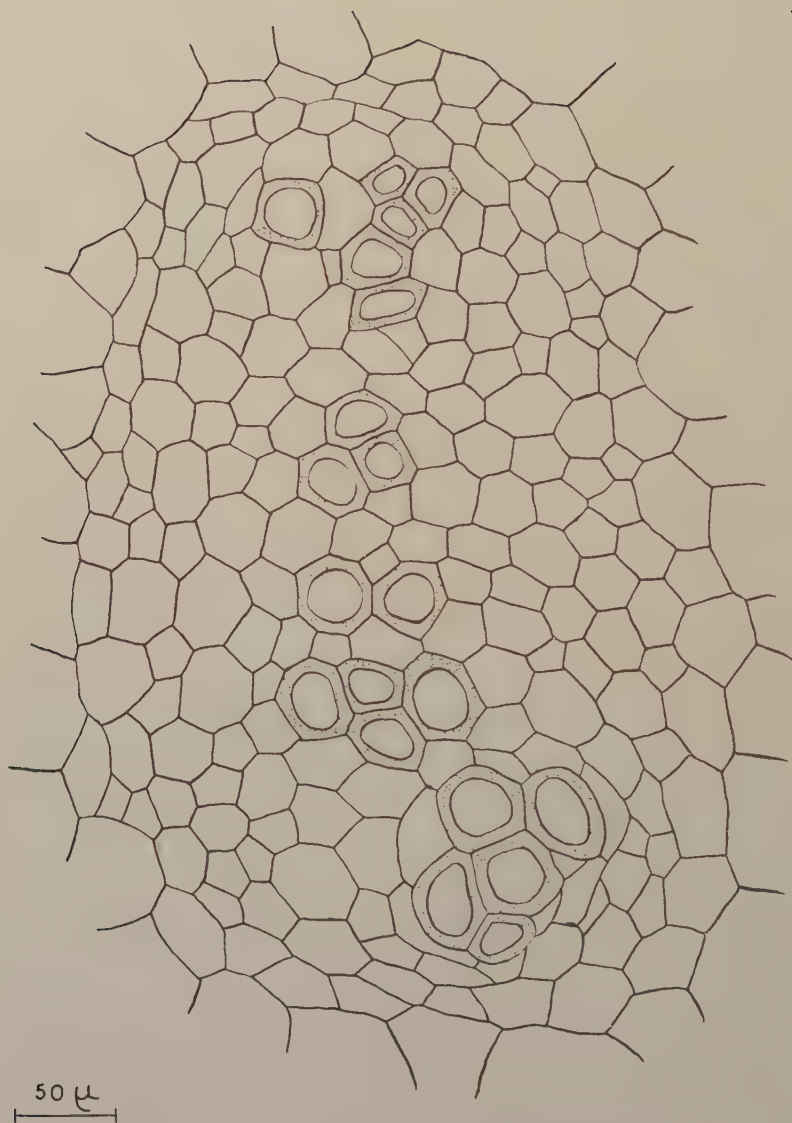


FIGURE 14

Coupe transversale dans une partie de rhizome âgé et très ramifié, montrant cinq groupes de protoxylème.

une scission de la protostèle en deux masses de xylème entourées d'un seul manchon de liber. Il est évident que l'analyse d'une telle coupe examinée isolément peut prêter à confusion. Plus haut les deux masses de xylème s'éloignent l'une de l'autre, s'entourent d'un manchon de liber tout en restant encore enveloppées d'un endoderme commun. Sous la ramification les stèles des deux branches filles ont acquis leur indépendance : elles sont en effet entourées chacune par un endoderme qui leur est propre.

La formation de ces deux stèles est en étroite relation avec le fonctionnement des apicales. La première ébauche de la ramification est, on le verra plus loin, la formation d'une deuxième initiale située dans le voisinage immédiat de la première. Or, à tout apex d'une certaine importance, correspond un cordon vasculaire (WARDLAW). Le procambium augmente de diamètre et l'influence de la deuxième apicale se traduit par la formation de nouvelles trachéides. A mesure que le rhizome s'accroît, les deux apicales, par le jeu de leurs divisions, s'éloignent l'une de l'autre. En conséquence, les deux groupes de trachéides s'éloignent également l'un de l'autre et forment avec le liber et l'endoderme deux cylindres centraux.

Nous venons d'envisager un cas assez simple où seuls deux apex entrent en jeu, mais très souvent les rhizomes présentent en plus de leurs ramifications de nombreux méristèmes dormants. Dans ce cas, l'anatomie du rhizome se complique : une coupe dans de tels organes peut montrer plusieurs stèles dont certaines présentent plusieurs groupes de xylème (fig. 14). Ce sont ces rhizomes que BERTRAND a interprétés comme résultant de fasciations.

Dans les rhizomes âgés (fig. 13 b ; planche III b) reconnaissables, rappelons-le, à leur zone externe de phlobaphène qui présente les mêmes caractéristiques que dans la tige, la stèle est constituée de deux sortes d'éléments : au centre des éléments groupés correspondant par leur diamètre aux éléments déjà vus dans les rhizomes plus jeunes. Autour d'eux, plus ou moins dispersés dans du parenchyme, des éléments de diamètre sensiblement plus gros décrits par BOODLE (1904) sous le nom de « bois secondaire ». Celui-ci écrit (p. 515) : « there is no definite cambial layer, but

radial arrangement among the parenchyma and tracheides is often found ». Or il est bien évident qu'un arrangement radial en coupe transversale n'est pas un caractère suffisant pour parler de bois secondaire. Les trachéides externes diffèrent pourtant des trachéides internes. En coupe transversale leur section est plus circulaire que polygonale et leur diamètre est plus important que celui des trachéides internes. Une coupe longitudinale montre que ces trachéides externes peuvent être ponctuées-scalariformes et même mi ponctuées-scalariformes mi ponctuées. Elles ne sont pas rectilignes mais sinueuses. Des mesures ont été effectuées sur ces deux sortes d'éléments après traitement à la potasse. L'étude de la longueur moyenne de ces trachéides a fourni des résultats très nets, rassemblés dans le tableau ci-dessous.

Longueur en μ	<i>Trachéides internes avant leur différenciation</i>	<i>Trachéides internes après leur différenciation</i>	<i>Trachéides externes</i>
Longueur minima .	472	840	5.250
Longueur maxima .	1.260	1.785	7.350
Longueur moyenne établie d'après 10 mesures	525	1.155	6.468

Les trachéides internes sont de longueur variable mais toujours beaucoup plus courtes que celles qui les entourent.

b) *Le xylème dans la partie verte de la tige aérienne.*

α) Généralités.

Dans la partie aérienne et chlorophyllienne de la tige aérienne, la stèle est toujours étoilée. Les seules et très rares exceptions concernent des tiges triquètres ou bicarénées dont

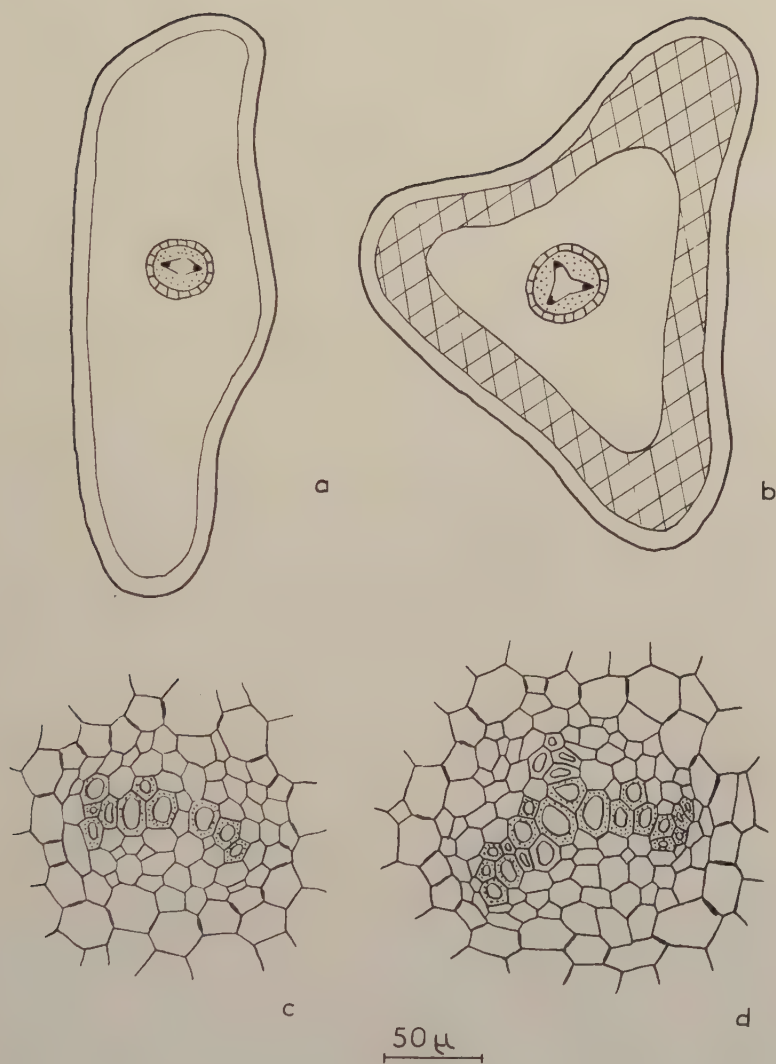


FIGURE 15

a et b) Schémas d'une tige bicarénée et d'une tige triquètre. Les pôles ligneux sont nettement situés sous les vallécules.
c et d) Détails du cylindre central des tiges représentées figures a et b.

les stèles par suite de leur faible diamètre ne sont constituées que d'une à trois ou quatre trachéides.

Le nombre des branches de l'étoile dépend du nombre des vallécules. Cette relation est des plus évidentes dans les tiges triquètres où l'étoile possède trois branches (fig. 15 b et d) et dans les tiges bicarénées où le bois forme une bande diarche (fig. 15 a et c). Dans les autres parties de la tige le rapport est moins évident bien que le nombre de pointements soit compris entre le nombre de vallécules et son double. Ainsi les tiges à cinq carènes ont de cinq à dix pointements de protoxylème dont la position par rapport aux vallécules est souvent imprécise. Par contre, dans les tiges bicarénées et triquètres, ces pointements sont toujours situés sous les vallécules (fig. 15 a et b).

Chez *P. flaccidum*, STILES (1910) note également une relation entre le nombre des carènes et le nombre des pointements de protoxylème : « le nombre des bras de xylème étant le double de celui des carènes ». Ainsi lorsque la tige est triquètre, c'est-à-dire dans sa partie basale, la masse de xylème est typiquement hexarche ; dans les parties aplaties, la stèle devient tétrarche. STILES ne précise pas la situation exacte des pointements par rapport aux carènes.

SOLMS LAUBACH (1884) a signalé qu'occasionnellement les appendices stériles de *P. triquetrum* ont de faibles traces vasculaires. BIERHORST confirme ces observations en précisant qu'il y a une très nette extension de protoxylème sous chaque appendice de la première à la quatrième ramification et que ces extensions sont plus proéminentes au voisinage immédiat d'une bifurcation. Rien d'aussi régulier n'a jamais été observé et il semble anormal que ces traces foliaires se rencontrent précisément dans une zone tout à fait perturbée par les ramifications successives. J'ai effectivement observé des pointements de protoxylème particulièrement importants sous les ramifications. Il s'agit plutôt d'un phénomène en relation étroite avec cette bifurcation et par hasard en relation avec une feuille.

Chez *P. flaccidum* les faits sont peut-être différents puisque STILES signale l'existence de traces foliaires avec passage possible vers la feuille de quelques trachéides qui forment un angle de 30° avec l'axe de la stèle. Dans les parties les plus

basses de la tige aérienne, en relation avec ces traces foliaires, ce même auteur a observé occasionnellement une structure mésarche. A propos de ces extensions de trachéides à quelques millimètres des feuilles, SCHOUTE (1918) a essayé de démontrer que les traces foliaires ne sont pas induites par la tige mais au contraire que « the stimulus inducing the traces is decurrent from the leaf in the stem ». Le fait que dans *P. flaccidum* la structure mésarche soit en relation avec les traces foliaires, a incité BOODLE (1904) à penser que dans *P. triquetrum* la suppression des traces foliaires a causé la perte du bois centrifuge, alors que dans *Tmesipteris* ces traces foliaires ont brisé le xylème en faisceaux distincts.

Si la stèle est toujours étoilée, elle peut être pleine (on parlera dans ce cas d'une protostèle étoilée), ou bien elle peut présenter une moelle (siphonostèle étoilée).

Chez *P. triquetrum* la présence d'une moelle est toujours en relation avec la taille de l'organe considéré : pas de moelle dans les tiges de faible diamètre (fig. 15 c, d); une moelle dans les tiges de gros calibre (planche II a). Cette moelle est d'abord cellulosique mais se lignifie avec l'âge. Les éléments sclérenchymateux ne sont pas terminés en biseau et présentent des ponctuations allongées et obliques, le sens de l'allongement étant le même dans deux éléments voisins, contrairement à ce qui a été observé dans le sclérenchyme cortical.

Comment expliquer la présence de cette moelle ? On peut penser que la quantité totale de bois formé est limitée et non proportionnelle à la surface du cylindre central. Ainsi dans les très petites tiges le cylindre central étant de faible dimension, les trois pointements de protoxylème se rejoignent au centre excluant toute possibilité de formation d'une moelle. Au contraire, dans les tiges de gros calibre, les pointements de protoxylème qui se différencient toujours à la périphérie du cylindre central et la différenciation d'une quantité de métaxylème limitée laissent place à une moelle centrale.

De nombreux auteurs dont BOWER (1921-1923) et WARDLAW (1924-1925-1928) ont d'ailleurs choisi *Psilotum* comme exemple pour montrer que la taille et la morphologie interne d'un organe étaient en relation. Selon eux, dans les rhizomes

et les tiges de faible diamètre le bois forme une masse continue de contour circulaire entourée par le phloème. Avec l'accroissement diamétral de la tige surviennent deux changements :

- le contour extérieur du bois devient étoilé,
- la partie centrale est remplacée par une moelle.

Il est intéressant de reproduire ici quelques mesures données par WARDLAW et concernant des séries de sections allant du rhizome à la tige aérienne. Il est à remarquer qu'il n'y a aucune mesure concernant des tiges de faible diamètre.

Diamètre en 1/10 mm :

- 24..... xylème solide,
- 26..... xylème solide irrégulièrement étoilé,
- 53..... xylème irrégulièrement étoilé. Commencement de formation d'une moelle excentrique.

WARDLAW explique ces changements morphologiques par des nécessités physiologiques. Etant donné qu'il y a des échanges d'eau entre les trachéides et les cellules qui les entourent, lorsque la masse de xylème augmente il y aura proportionnellement une surface d'échange moindre entre les trachéides et les tissus environnants. Dans de très petits

surface

cylindres le rapport ——— est comparativement très grand,
volume

mais, lorsque le cylindre augmente de diamètre, ce rapport diminue rapidement. Pour éviter cette réduction des modifications de forme doivent être apportées.

Pour SCHOUTE, la formation d'une moelle peut également être une nécessité mécanique « a hollow cylinder being more stable than a solid core of the same weight, by its greater diameter ». Dans le cas de *P. triquetrum*, cet argument est discutable puisque la moelle est sclérifiée.

Après la coloration au vert d'iode et au carmin aluné, les trachéides qui forment les pointements ligneux se colorent en bleu vert, les autres en vert franc. On observe un accroissement de taille régulier des trachéides externes les premières formées aux trachéides internes les dernières formées.

L'étude des ornementsations montre également toutes les transitions entre les éléments des pôles ligneux, dont l'ornementation est annelée et spirulée, et les éléments les plus internes dont l'ornementation est soit scalariforme soit ponctuée-scalariforme. Tout à fait à l'extérieur de l'étoile de xylème on peut, dans de rares cas et dans la partie basale des tiges, observer une ou deux trachéides de fort diamètre différenciées tardivement. L'ornementation de ces différentes trachéides fera l'objet d'une étude approfondie.

β) Diversité des trachéides.

Les éléments des pôles ligneux sont des trachéides annelées et spirulées qui, conformément à la définition d'ESAU, achèvent leur différenciation (1) avant que la tige n'ait achevé son allongement. Ils apparaissent sur le pourtour du cylindre central puis de l'extérieur vers l'intérieur : leur différenciation est donc centripète. Dans les trachéides annelées, les anneaux ne sont jamais espacés comme c'est le cas chez les Angiospermes mais toujours très serrés, cette différence étant sans doute due à la faiblesse de croissance intercalaire du *Psilotum*. Les trachéides spirulées peuvent être pourvues d'un, de deux ou de trois épaississements hélicoïdaux. La figure « 16 a », montre une telle trachéide dont les derniers tours de spire se sont déroulés pendant le montage. L'ornement, d'abord de nature cellulósique, est renforcé ensuite par une imprégnation de lignine : il est relié à la paroi par une côte qui, sur les coupes longitudinales, apparaît plus étroite vers leur base de sorte que l'espace compris entre deux anneaux ou deux tours de spire paraît alors aréolé. Ce fait a déjà été signalé depuis longtemps chez les Angiospermes. De nombreuses trachéides peuvent être annelées, mi-spirulées.

Assez près du pôle ligneux, on observe des trachéides dont l'ornementation bien particulière permet de comprendre la transformation d'une trachéide spirulée en trachéide scalariforme. Ces éléments méritent donc un intérêt tout particulier : on les étudiera sous le nom de trachéides de tran-

(1) ESAU utilise le terme « mature ».

sition. De telles trachéides sont représentées figure 16 b et c. Nous remarquons que dans les deux cas une partie est spiralisée, l'autre partie pourrait être comparée à une trachéide scalariforme dont les montants de l'échelle seraient grêles et en zig-zag. Il est facile de comprendre la formation de cette ornementation pseudo-scalariforme et sa transformation en scalariforme type. Il faut insister cependant sur le fait que, dans la majorité des cas, ces stades sont sautés et que la plupart des trachéides scalariformes ont d'emblée leur ornementation définitive.

Nous avons vu que les trachéides annelées et spiralées ont une section circulaire. Il y a cependant des exceptions à cette règle et certains éléments peuvent être déjà plus ou moins polygonaux, ce qui se traduit par la formation de coudes dans les anneaux ou la spire. Si nous examinons la figure 16 c nous voyons ces coudes dans les 4^e et 5^e spires à partir du bas. Des connexions s'établissent entre les différents coudes de la spire suivant des lignes précises, parallèles à l'axe des trachéides et correspondant aux angles des trachéides. La figure 16 b montre très nettement la formation de ces connexions, absentes dans la partie basale, à peine amorcées à partir des 2^e-3^e spires et complètement formées dans la partie supérieure. On peut penser que ce fin pilier en zig-zag n'est que l'ébauche du pilier des trachéides scalariformes. Un fait joue en faveur de cette hypothèse. En cherchant à isoler des trachéides scalariformes traitées à la potasse, j'ai remarqué que certaines d'entre elles subissent un étirement excessif : elles ne se cassent pas mais se déspiralisent, chaque bande de la spire comprenant de 3 à 4 ponctuations dans sa largeur (fig. 16 d). Rien de semblable n'a jamais été observé dans les trachéides ponctuées-scalariformes. On peut penser que dans la lignée évolutive elles sont trop loin des trachéides spiralées pour qu'il en reste encore un témoin. Nous avons vu que les trachéides spiralées étaient souvent composées de 2 à 3 spires : il est bien évident que, d'après la transformation étudiée précédemment, une spire de trachéide scalariforme à 2 ponctuations correspond à une triple hélice de trachéides spiralées.

Il ne paraît pas impossible que ces éléments scalariformes possèdent encore une certaine élasticité et puissent excep-

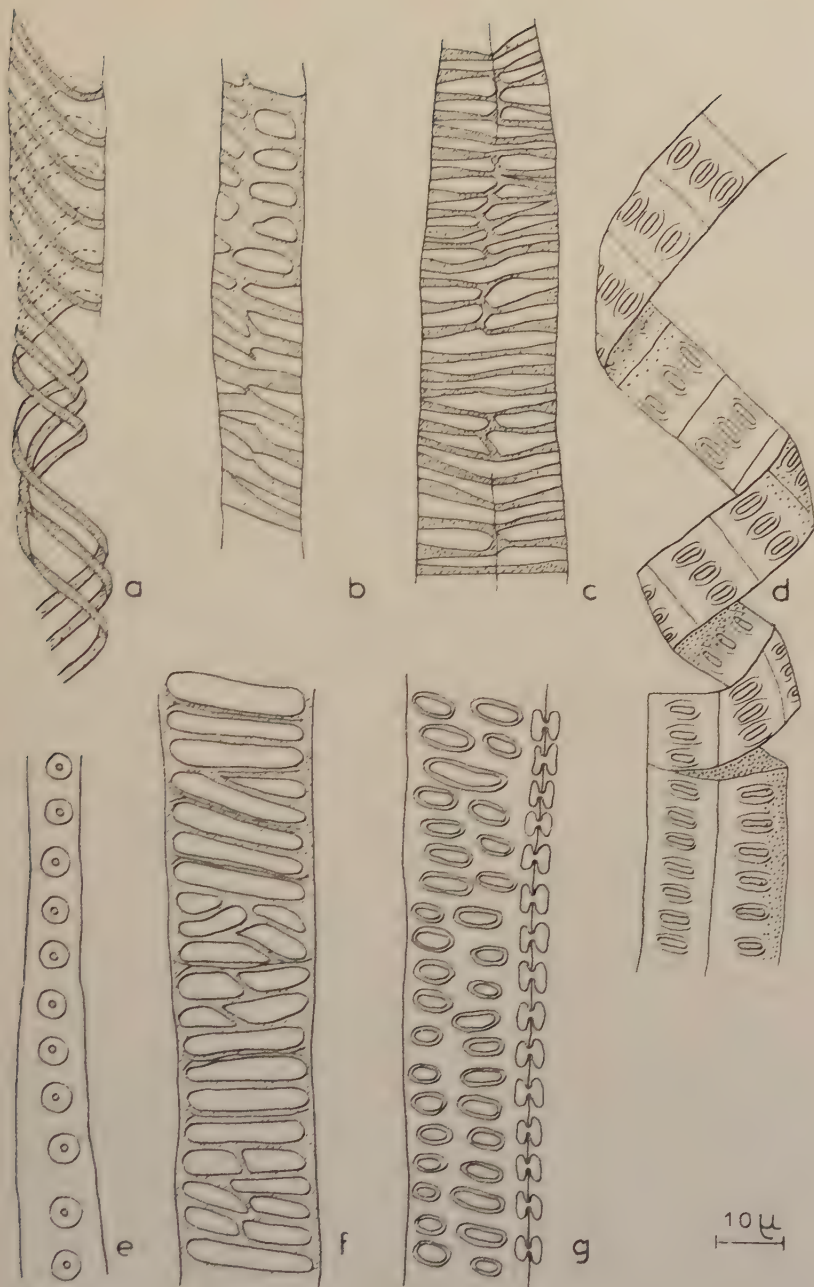


FIGURE 16

- a) Trachéide à 3 spires.
 b et c) Trachéide mi-spiralée mi-scalariforme.
 d) Trachéide typiquement scalariforme montrant un début de déspiralisation (provoquée expérimentalement par un étirement).
 e) Trachéide aréolée.
 f) Trachéide réticulée-scalariforme.
 g) Trachéide scalariforme avec deux rangées de punctuations.

tionnellement se différencier dans une région où l'allongement n'est pas encore complètement terminé.

Dans le xylème de *P. triquetrum*, les trachéides typiquement scalariformes prédominent : de section polygonale elles portent sur chaque face une série de ponctuations ovales bordées (fig. 16 d).

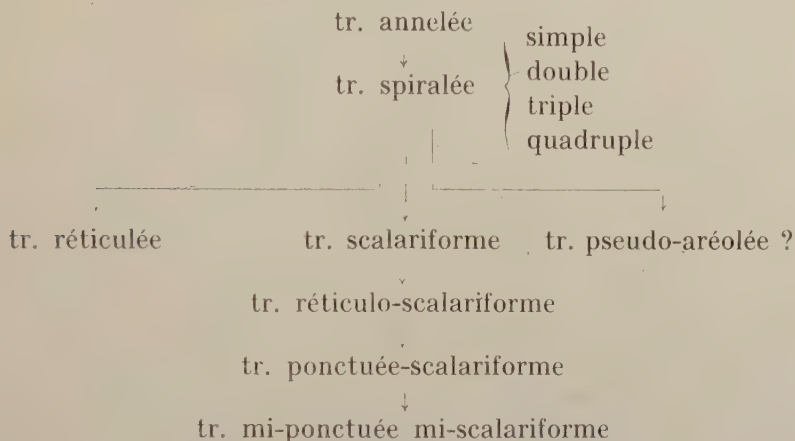
Parmi les éléments du métaxylème différenciés en dernier lieu se trouvent des trachéides de calibre toujours supérieur à celui des trachéides typiquement scalariformes. L'ornementation de ces éléments varie souvent suivant la largeur ou la longueur. Ainsi les extrémités peuvent être scalariformes alors que la partie médiane est réticulo-scalariforme. Ce terme est employé pour indiquer que si les faces de telles trachéides sont réticulées, les angles forment toujours des piliers continus. Toutes les transitions sont possibles. Certaines trachéides réticulo-scalariformes possèdent encore les ponctuations scalariformes très nettement reconnaissables et qui sont simplement traversées par une ou deux bandes lignifiées. D'autres, au contraire, ont leur face ornée d'un réseau complexe.

La figure 16 g illustre l'exemple fréquent d'une trachéide dont chaque face possède deux rangées de ponctuations ovales ou circulaires : ces ponctuations peuvent être toutes opposées, toutes alternes ou mi-alternes mi-opposées. Si les ponctuations sont toutes circulaires, on peut parler de trachéides ponctuées-scalariformes. Les ponctuations sont alors souvent assez petites et très nombreuses et, là encore, elles peuvent être opposées ou alternes. J'ai même observé des portions de trachéides dans lesquelles les piliers longitudinaux sont absents, donnant fortement l'illusion d'une trachéide ponctuée typique. Tous ces types de trachéides présentent des ponctuations aréolées.

On trouve également, dans le xylème de la tige de *P. triquetrum*, près des pôles ligneux, des trachéides également polygonales, de faible diamètre et qui ressemblent curieusement aux trachéides aréolées de Gymnospermes. Comme ces dernières, chaque face porte une série de ponctuations ovales largement bordées, toutes de même taille et très régulièrement espacées (fig. 16 e). Cependant des torus n'ont jamais été observés.

Ces éléments paraissent se singulariser par suite de leur ornementation qui peut difficilement être interprétée comme un stade de transition.

En résumé, on peut envisager le schéma évolutif suivant pour les trachéides.



La tige aérienne comporte donc du protoxylème qui remplit toutes les conditions exigées par les auteurs puisque les éléments qui se forment les premiers se différencient pendant l'allongement de la tige et présentent une ornementation annelée et spiralee. On peut faire remarquer que, là encore, il y a corrélation physiologique entre le mode d'épaississement et l'élongation car, dans la tige, la zone d'allongement est très longue : les trachéides les premières formées (annelées et spiralees) paraissent bien dans ce cas « adaptées » à cet allongement. Si les derniers éléments formés correspondent aux définitions générales du métaxylème, l'étude précédente montre bien que la délimitation entre proto et métaxylème est tout à fait impossible à préciser puisque les différents types de trachéides sont reliés les uns aux autres par des types de transition.

P. triquetrum est donc un matériel de choix pour montrer que les notions de proto et de métaxylème, basées sur des critères de structure des éléments constitutants, sont en réalité des notions très arbitraires qui présentent le seul mérite d'être commodes dans certains cas.

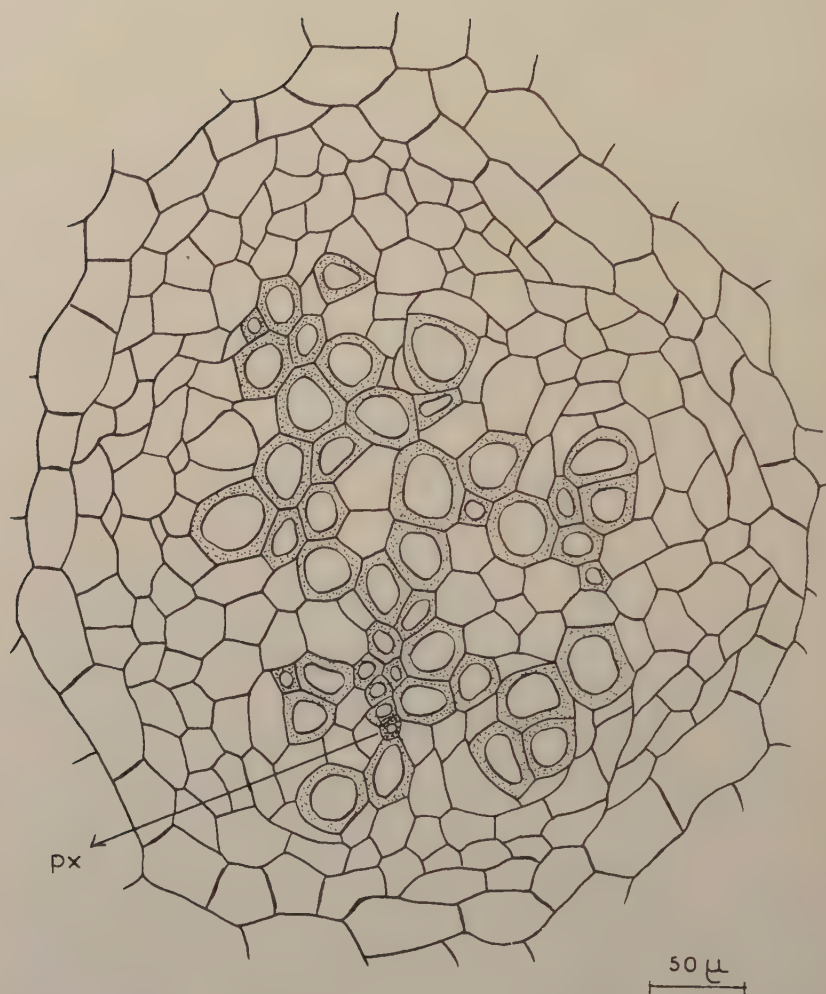


FIGURE 17

Coupe transversale dans la partie intermédiaire entre tige verte et rhizome :
un pôle de protoxylème (px) est déjà bien différencié.

c) *Le xylème dans la partie intermédiaire.*

Le cylindre central de cette partie est très variable suivant le niveau considéré et présente toutes les transitions entre la structure du rhizome et celle de la tige. PRITOR (1950) décrit ce passage du rhizome à la tige aérienne de la façon suivante :

1° apparition d'un pôle endarche au centre du faisceau circulaire ;

2° étirement du pôle endarche en une lame polaire ;

3° étranglement de la lame séparant les deux extrémités ; on obtient alors deux pôles mésarches ;

4° fragmentation de ces deux pôles mésarches en plusieurs.

Les observations effectuées au cours de ce travail ont conduit à une opinion tout à fait différente. Il ne faut pas oublier que la disposition des éléments du xylème, phloème, etc., est déterminée dès l'état procambial ; c'est pourquoi deux séries de coupes ont été effectuées, l'une dans une région intermédiaire dont l'allongement est achevé, l'autre dans un organe qui venait juste de sortir de terre et qui était destiné à croître encore beaucoup en hauteur.

1) Comparaison des coupes faites dans la partie intermédiaire d'une tige adulte.

On passe, en moins d'un centimètre, de l'anatomie typique d'un rhizome avec protostèle à l'anatomie de la tige avec solénostèle étoilée. Contrairement à ce que signale PRITOR, il n'a jamais été observé, au milieu du cylindre axial de xylème, une dégénérescence des cellules ligneuses, interprétée par l'auteur comme l'apparition d'un pôle central endarche. Mais, en remontant du rhizome vers la tige aérienne, on ne note plus une séparation nette entre les trachéides de faible diamètre situées au centre de la stèle et les trachéides périphériques de plus gros diamètre. Ces deux sortes d'éléments sont dispersés et disposés sans ordre précis. Plus haut apparaissent, à mi-distance entre le centre et la périphérie de la stèle, des trachéides qui se colorent plus ou moins en violet foncé par le carmino-vert et qui ont été décrites par PRITOR comme des cellules polaires touchées par l'histolyse (fig. 17). Il s'agit en réalité des premiers éléments annelés et spiralés

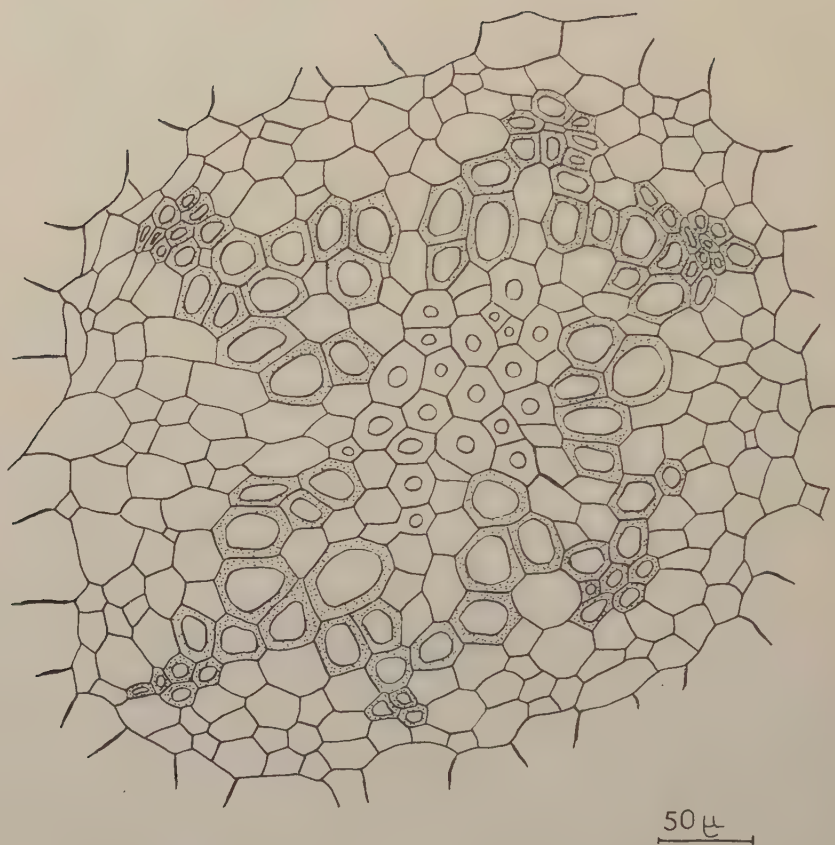


FIGURE 18

Coupe transversale dans la zone supérieure de la partie intermédiaire. La constitution typique de la tige est réalisée.

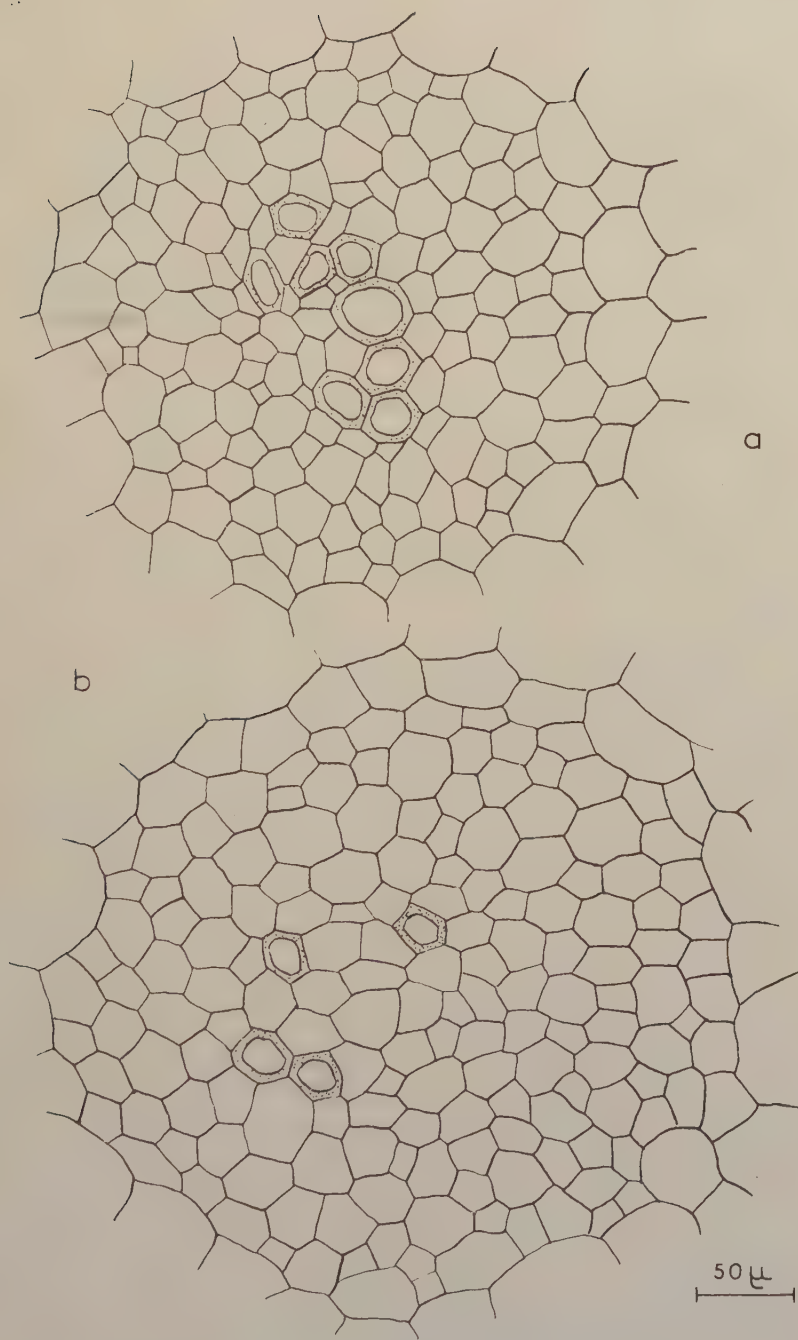


FIGURE 19

- a) Cylindre central de rhizome destiné à donner une tige aérienne.
 b) Cylindre central de cette toute jeune tige aérienne. Remarquer l'accroissement de diamètre.

qui correspondent aux pôles ligneux. Si l'on considère des niveaux de plus en plus élevés, on constate que ces pôles, d'abord en nombre réduit (un ou deux) se multiplient et se déplacent vers la périphérie de la stèle. On passe ainsi d'une structure mésarche à une structure exarche. La disposition de l'ensemble des trachéides montre à nouveau une certaine régularité, les trachéides de gros diamètre ayant tendance à devenir plus internes. La région centrale de la stèle reste parenchymateuse. Peu à peu on retrouve ainsi l'anatomie typique d'une tige (fig. 18) avec plusieurs pôles ligneux externes auxquels font suite des trachéides de diamètre de plus en plus gros. La moelle cellulosique a évolué en moelle sclérenchymateuse.

- 2) Comparaison d'une série de coupes faites dans un tout jeune organe qui vient d'émerger du sol.

En comparant ces coupes, on constate :

- que le cylindre central a tendance à augmenter de diamètre dès que l'organe devient aérien (fig. 19 a et b);
- que les premiers éléments ligneux qui sont scalariformes se constituent, dans le rhizome, au milieu du cylindre central, alors que, dans la partie aérienne, ils se forment loin les uns des autres sur le pourtour du cylindre central et sont annelés ou spiralés.

Sur des coupes intermédiaires, l'interprétation est souvent malaisée : les premières trachéides apparaissent à mi-distance entre le centre et la périphérie du cylindre central. Elles sont soit annelées et réticulées, soit scalariformes.

A la lumière de ces données, on peut donc conclure que le passage du rhizome à la tige se fait par l'apparition de pôles ligneux en position mésarche puis exarche de sorte que le xylème, centrifuge dans le rhizome, devient centripète dans la tige.

2° PHLOÈME.

Les données concernant le phloème de *Psilotum* sont peu nombreuses. FORD (1904) a noté la présence d'éléments anucléés, remplis de granules mais sans pores ni plages criblées. De ce fait il hésite à employer pour ces éléments

le terme de tubes criblés. En 1952, ESAU, CHEADLE et GIFFORD ont signalé dans *Psilotum* des éléments criblés avec plages criblées sans d'ailleurs donner d'autres précisions. C'est pourquoi il m'a paru nécessaire de redresser en détail ce sujet qui a déjà fait l'objet d'une publication (DAVID, 1961). On envisagera successivement l'anatomie du liber, sa cytologie, enfin sa différenciation.

a) Anatomie.

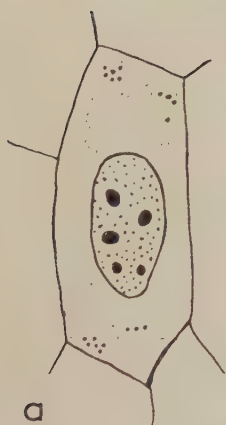
Des coupes ont été pratiquées dans des tiges fortement différenciées et de diamètre maximum (3 à 4 mm). Dans ces conditions les coupes après inclusion à la paraffine se sont révélées impossibles à cause du bois et nous avons dû employer le microtome à main et le microtome à congélation. Les coupes ont été traitées par l'hypochlorite puis colorées au carmin aluné-vert d'iode.

Les coupes longitudinales sont les plus suggestives. Le liber est composé de cellules de parenchyme libérien et de tubes criblés qui sont, soit isolés, soit groupés par deux ou trois. Il faut insister sur le fait qu'il s'agit ici véritablement de tubes criblés et non de simples cellules criblées. Afin d'éviter toute équivoque dans cette terminologie, on peut rappeler les définitions d'ESAU : « A sieve cell is an element with relatively unspecialized sieve areas not strikingly differentiated from one another and consequently with no wall parts that can be conveniently distinguished from others as sieve plates... Sieve tube members are sieve elements in which some of the sieve areas are more highly specialized than others and are localized in the form of sieve plates. The sieve plates occur mainly on end wall which vary from much inclined to transverse. »

Chaque élément criblé est constitué d'une cellule de 300 μ environ de longueur, qui se distingue des cellules voisines par sa paroi beaucoup plus épaisse et plus réfringente. Les différents éléments criblés sont disposés bout à bout bien que séparés les uns des autres par une cloison transversale qui peut être très oblique ou presque perpendiculaire. Cette cloison finement criblée est une plage criblée. Cependant quelques remarques s'imposent. Je n'ai jamais pu mettre en évidence la moindre trace de callose ; d'autre part, je n'ai jamais vu

FIGURE 20

- a et b) Jeunes tubes criblés en voie de différenciation (b correspond à un stade plus avancé que a).
- c) d) e) Evolution la plus fréquente d'un noyau de tube criblé (les nucléoles sont représentés par des sphères blanches limitées par un trait noir épais, la chromatine est en noir).
- f) Cas particulier et rare de l'évolution d'un noyau de tube criblé.
- g) Portion de tube criblé montrant les cribles sur les parois latérales. Dans la partie supérieure, cette paroi déchirée permet de voir une plage criblée transversale. On remarquera la différence de grosseur entre les perforations des deux sortes de cribles (on retrouve le même tube sur la planche 3 a).



a



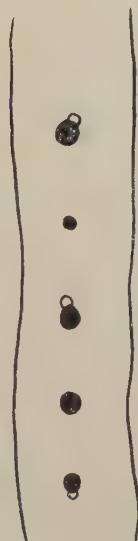
b



f



c



e



d



g

10 μ

très nettement les « connectings strands » typiques des plages criblées (ESAU, p. 270). Les plages criblées de *Psilotum* seraient donc assez proches des « primary pit fields » avec plasmodermes d'ESAU. Mais puisque l'on sait que la première ébauche d'une plage criblée est justement un « primary pit field » on peut se demander si, dans *Psilotum*, il ne s'agit pas de tubes, criblés certes, mais de tubes peu évolués. Pour tirer ceci au clair, il semble qu'une étude au microscope électronique soit nécessaire. Je n'ai pu la faire pour des raisons matérielles. Au niveau du crible le diamètre des cellules s'accroît comme chez beaucoup d'Angiospermes. Ces tubes criblés possèdent également des cribles sur les parois longitudinales, mais ici les cribles sont très différents des cribles transversaux et notablement plus gros. A leur niveau le tube est boursoufflé. La figure 20 g représente un tube criblé, en section longitudinale. La coupe assez épaisse n'a sectionné ce tube que localement, juste au niveau d'un crible transversal assez oblique. On peut voir la différence de taille des cribles sur les parois transversale et longitudinale. Nous retrouvons tous ces détails sur les photographies a et b, planche IV, faites sur la même préparation.

Les coupes transversales sont peut-être moins claires. Les tubes criblés se reconnaissent cependant à leur paroi un peu plus épaisse et plus colorable que celle du parenchyme environnant. Lorsqu'elles sont perpendiculaires à l'axe des tubes (photographies a et b, planche V), les plages criblées apparaissent très nettement. Ce sont d'ailleurs de telles coupes qui ont permis d'affirmer que le liber entoure le bois. En effet, les tubes criblés se trouvent répartis non seulement entre deux pôles ligneux mais encore entre ces pôles ligneux et l'endoderme. Assez souvent même ils se situent juste sous cet endoderme (fig. 21) et c'est sans doute pour cette raison que FORD (1904) écrivait : « Vu en section transversale, il n'y a pas de péricycle nettement défini, le tissu étant formé d'une masse d'éléments parenchymateux de taille variée. »

b) Cytologie.

En vue de cette étude cytologique, des échantillons plus jeunes, donc moins sclérifiés, ont été fixés au Hollande et colorés au P.A.S. ou bien fixés au Carnoy et colorés au

vert de méthyle-pyronine. Dans ces conditions, les tubes criblés se reconnaissent comme précédemment, à leur paroi plus épaisse, plus réfringente, mais également à leur contenu. On peut en effet noter la présence en grande quantité de corpuscules de tailles différentes. FORD avait déjà fait cette observation sur des coupes colorées à l'hématoxyline : dans ces conditions, les corpuscules petits et gros apparaissaient colorés en noir et FORD n'avait donc pas pensé qu'ils pouvaient être de nature différente. Si, au contraire, la coupe est colorée au vert de méthyle-pyronine, la distinction est aisée : certains corpuscules que leur réfringence rend pourtant évidents ne se colorent pas ; ce sont tous des éléments de même taille, petits et sphériques. Ils sont très souvent agglomérés contre les cribles aussi bien latéraux que transversaux qu'ils masquent alors. Leur nature n'a pas été élucidée. Les corpuscules de la deuxième catégorie, de taille et de forme variables, souvent plus gros mais beaucoup moins nombreux que les précédents, apparaissent colorés en vert. Dans les tiges âgées, ils peuvent persister mais sont en nombre réduit, un ou deux ; le plus souvent ils ont complètement disparu. Ces corpuscules sont Feulgen-positifs : ils sont donc constitués de chromatine et, comme la cellule est anucléée, on pourrait supposer qu'il s'agit de résidus du noyau. L'étude du développement des éléments criblés a confirmé cette interprétation.

c) Différenciation des tubes criblés.

Si l'on examine la partie apicale d'une tige, on remarque que, très tôt, dans le procambium, des cellules se distinguent de leurs voisines par la présence de très fines granulations. A ce stade, ces cellules sont nucléées et n'ont pas encore leur membrane épaissie (fig. 20 a). En suivant l'évolution de ces cellules on constate que les granulations augmentent en nombre et en taille et se répartissent irrégulièrement. Le noyau lui-même subit des transformations profondes. Sphérique dans la cellule méristématique il subit ensuite, comme cette dernière, un allongement important (fig. 20 c). Sa structure elle-même change considérablement. Les grains de chromatine deviennent moins nombreux et plus gros

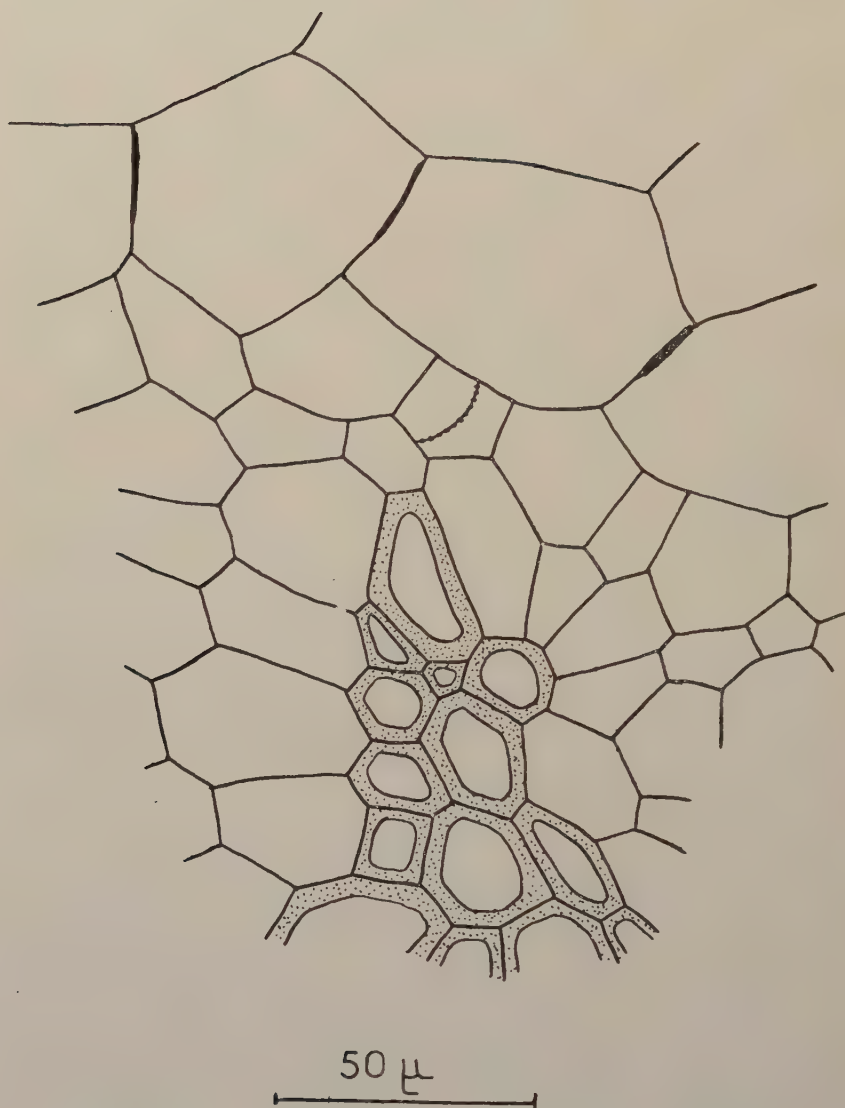


FIGURE 21

Portion de cylindre central montrant un crible entre une pointe de protoxylème et l'endoderme.

(fig. 20 c). A partir de ce stade, deux évolutions différentes ont été observées : nous les envisagerons successivement.

Le plus souvent, les masses de chromatine s'unissent entre elles et l'on obtient, comme le montre la figure 20 d, une bande de chromatine compacte dans laquelle sont englobés les nucléoles. Cette bande de chromatine se scinde en plusieurs tronçons de forme irrégulière, puis sphérique (fig. 20 e). Si l'on observe des tubes criblés de plus en plus âgés, on constate que ces sphérules de chromatine deviennent de plus en plus rares et tendent à disparaître, ainsi que les nucléoles. Dans les tubes criblés différenciés, il persiste seulement un ou deux de ces éléments, parfois aucun. Une deuxième évolution, beaucoup plus rare, est représentée figure 20 f. Le noyau s'allonge moins et la chromatine forme dans ce cas une masse ovoïde plus ou moins vésiculeuse, englobant également les nucléoles. Cette chromatine finit par se fragmenter, mais, au lieu de former un long chapelet de sphérules plus ou moins éloignés les uns des autres et de petite taille, elle donne des masses moins nombreuses et plus grosses.

C. — ENDOPHYTES

La présence de champignons endophytes a été signalée par de nombreux auteurs, aussi bien dans le gamétophyte que dans le sporophyte. DANGEARD (1890-1891) est le premier à en avoir fait une étude spéciale. Plus tard, de nombreuses précisions furent apportées par BERNATSKY (1899), SHIBATA (1902), BURGEFF (1938), BOULLARD (1958).

Dans le rhizome de *Tmesipteris*, DANGEARD a décrit deux espèces de champignons dont l'une « a été rapportée au genre *Cladochytrium* (Chytridiacées) sous le nom de *C. tmesipteridis* sp. nov. ».

Les études ultérieures montrent que cette espèce se retrouve constamment, même dans les rhizomes de *P. triquetrum*. BURGEFF range ces mycorrhizes dans le type tolypothamniscophage, BOULLARD dans le type tolypophage.

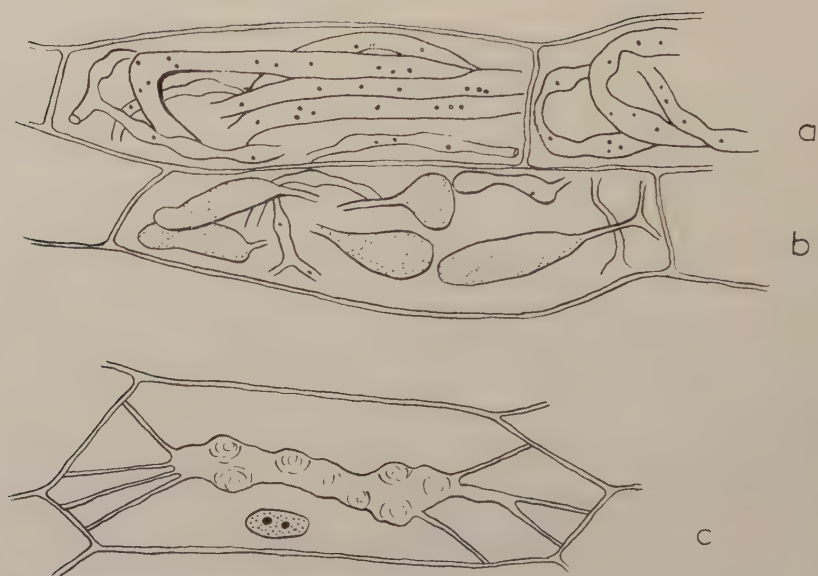


FIGURE 22

- a et b) Cellules envahies par l'endophyte *Cladochytrium lmesipteridis*.
 En a les hyphes forment un lâche peloton. En b la cellule est remplie
 de nombreuses vésicules.
- c) Cellule anciennement infectée contenant le résidu d'un mycélium après
 digestion.

Ce champignon a été constamment retrouvé dans les rhizomes. Il n'envahit jamais les régions apicales et sous-apicales et ce sont généralement les organes de faible diamètre qui sont le plus infestés. Le mycélium se présente dans une cellule corticale sous forme d'un peloton d'hyphes aseptées. Alors que la plupart des cellules corticales contiennent de nombreux grains d'amidon, les cellules envahies par le champignon en sont exemptes. L'aspect et le diamètre du mycélium varient beaucoup. Les hyphes peuvent atteindre jusqu'à 7 μ de diamètre et être régulièrement mais lâchement pelotonnées à l'intérieur de la cellule. Dans ce cas, elles présentent souvent des séries d'étranglements et de renflements (fig. 22 a). Ce système d'hyphes se rencontre généralement dans les portions de rhizomes nouvellement envahies. Ailleurs, le mycélium est habituellement formé d'hyphes beaucoup plus minces et beaucoup plus ramifiées. Les ramifications les plus fines forment de véritables arbuscules qui sont rapidement digérés par la cellule. La digestion peut d'ailleurs être très poussée : dans le cas extrême le mycélium n'est plus reconnaissable et est remplacé par un amas jaunâtre diffus puis par un corps ovoïde, assez gros et relié à la paroi cellulaire par des résidus d'hyphes (fig. 22 c). Assez souvent se produit un deuxième envahissement de la cellule par le champignon. Dans ce cas, on trouve une masse jaunâtre, vestige de la première invasion, entourée d'un peloton d'hyphes parfaitement reconnaissables comme telles.

L'endophyte produit fréquemment des vésicules de forme et de taille variables, le plus souvent en position terminale à l'extrémité des hyphes (fig. 22 b). DANGEARD et BOULLARD leur accordent la valeur de sporanges, bien qu'ils n'aient jamais vu de spores à leur intérieur.

CHAPITRE III

MORPHOGÉNÈSE ET HISTOGÉNÈSE

On examinera en premier lieu et on comparera les apex de tige et de rhizome ; ensuite seront envisagés leurs rôles dans les différents systèmes de ramification et leur évolution lors de la formation des différentes parties des axes aérien et souterrain. La morphogénèse de la feuille sera traitée en fin de chapitre.

A. — LES AXES

1^o STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DES MÉRISTÈMES APICAUX.

a) *Méristème apical de la tige aérienne.*

L'apex de *P. triquetrum* a été étudié par différents auteurs, notamment SOLMS LAUBACH (1884), VETTER (1951), BIERHORST (1954 b). Les points essentiels de discussion portent sur la présence ou non d'une initiale et sur le rôle de cette initiale dans la ramification. Nous examinerons donc successivement ces deux questions.

L'apex de la tige aérienne de *Psilotum triquetrum* a la forme d'un dôme assez conique présentant à son extrémité une cellule apicale. La présence de cette apicale, bien que contestée par certains auteurs, est cependant généralement

admise. STRASBURGER (1873) admettait sa présence dans les rhizomes mais la niait dans les tiges qui présentaient une véritable croissance en pinceau « wahrhaft pinselförmiges Wachstum ». Dans son travail sur les Tmésipteridées, BERTRAND (1881) écrit page 419 : « Une section radiale du cône végétatif d'un rameau souche montre une lame dermatogène superficielle à une ou plusieurs cellules apicales selon la direction de la section... Le dermatogène recouvre une masse de méristème primitif dont les éléments externes sont plus volumineux que les éléments centraux. » SOLMS-LAUBACH, après avoir réfuté la croissance « en forme de pinceau » de STRASBURGER, admet qu'une cellule initiale apparaît souvent bien qu'on ne puisse pas la reconnaître dans la plupart des cas. VETTER, après avoir donné toutes les particularités d'une cellule initiale, admet la présence d'une telle cellule dans les tiges de *Psilotum*, bien qu'elle ne présente pas toutes les qualités requises pour une initiale typique. Enfin BIERHORST ne met plus en doute la présence d'une apicale ; sur ce point les résultats du présent travail concordent parfaitement avec ceux de cet auteur.

Cette cellule apicale se distingue très aisément des cellules voisines par plusieurs caractères définis par ZIMMERMAN (1949). Elle est située au sommet de l'apex, a une forme pyramidale, est plus grosse que les cellules voisines et se divise suivant un mode particulier qui sera décrit plus loin. Elle renferme de nombreux grains d'amidon, nettement mis en évidence par une coloration au phénol iodé, et, en grande quantité, des sphérules de taille uniforme, qui se colorent en noir avec l'hématoxyline, en orange avec l'Orange G. Ce ne sont pas des artefacts, car dans une coupe faite sur du matériel vivant, ces corps se retrouvent sous forme de granules réfringents. Une étude microchimique destinée à déceler leur nature n'a donné aucun résultat tangible. Les corpuscules ne se retrouvent que dans les cellules filles les plus proches de l'initiale. Ces inclusions pourraient laisser supposer que les initiales n'ont pas un rôle méristématique important ; il est cependant fréquent de les rencontrer dans des cellules en division. Or il est incontestable que, dans une tige de quelques centimètres de haut, ces initiales se divisent activement.

Les premières divisions anticlinales sont parallèles aux

faces de la cellule, puis ces cellules filles subissent elles-mêmes des divisions périclinales délimitant ainsi des cellules externes et des cellules internes. La division péricinale s'effectue généralement non pas au milieu de la cellule mais dans son tiers inférieur, de sorte que la cellule externe est prismatique tandis que la cellule interne est isodiamétrique. Par la suite, cette différence subsistera car les cellules externes subiront des divisions anticlinales, les cellules internes des divisions périclinales, de sorte que les cellules internes des cellules filles de l'apicale seront groupées en rangées parallèles à l'une des faces de cette apicale. Le contraste entre ces deux zones est si net que VETTER emploie pour la zone externe le terme de *tunica*, pour la zone interne le terme de *corpus*. Cependant l'emploi de ces termes, bien que commode, n'est peut-être pas tout à fait justifié dans le cas présent. Là encore on peut se référer à ESAU (1962, p. 96) : « The layers of the tunica show predominantly anticlinal divisions; that is, they are undergoing surface growth. The corpus cells divide in various planes, and the whole mass grows in volume. Each layer of the tunica arises from a group of separate initials, and the corpus has one layer of such initials. » C'est donc sur cette dernière partie que l'on peut contester l'emploi des termes *tunica* et *corpus* pour *Psilotum* car, dans cette plante, ces deux zones sont formées à partir d'une seule cellule. De plus, la couche externe, bien que présentant une majorité de divisions anticlinales, présente encore jusqu'aux ébauches « foliaires » quelques rares divisions périclinales.

L'une des questions essentielles est de déterminer par l'étude des apicales si la ramification du *Psilotum* est une ramification véritablement dichotomique. D'après NAEGELI et LEITGEB (1868), SOLMS LAUBACH (1884), il ne peut y avoir de dichotomie véritable que si la cellule initiale subit elle-même une division ou bien si elle disparaît, remplacée par deux nouvelles initiales qui donneront les deux branches filles. Mais si, par contre, elle persiste et si, à côté d'elle naît une nouvelle apicale, il y a formation d'un élément latéral. SOLMS-LAUBACH finit d'ailleurs par admettre qu'il n'y a pas de séparation nette entre une ramification dichotomique et monopodiale : « Und schliesslich gilt bei Licht

besehen, genau dasselbe auch von der echten Dichotomie, die dann eintreten kann, wenn die progressive Bildung von Seitengliedern bis in die Scheitelzelle selbst hineinrückt. »

D'après FORD, il est impossible de se prononcer sur ce qui se passe dans *Psilotum* car personne n'a jamais vu la cellule apicale se diviser en deux. BIERHORST s'appuie sur des considérations morphologiques pour trancher la question. Constatant que les 8 ou 16 nouveaux apex sont distribués uniformément sur le sommet du vieil apex, il en déduit que, si la cellule apicale de l'apex mère avait joué un rôle direct en donnant naissance aux nouveaux apex, ces derniers seraient nécessairement groupés sur la portion centrale du dôme du vieil apex. Cependant, dans le développement des dernières dichotomies, l'arrangement spatial suggère que la cellule apicale de l'apex s'est divisée en son milieu pour donner naissance aux cellules apicales des deux apex fils. Donc, d'après BIERHORST, deux interprétations sont possibles suivant le niveau considéré.

J'ai essayé de reprendre ce problème. Pour cela, j'ai fait des séries de coupes longitudinales dans de jeunes tiges aériennes de 2 à 5 cm de longueur. J'ai déjà insisté sur le fait que la plupart des séries de « dichotomies » s'ébauchent très tôt. Dans de telles coupes, il n'y a plus une cellule apicale avec ses dérivés situés très régulièrement de part et d'autre, mais une zone superficielle de grosses cellules à caractères d'initiales. C'est d'ailleurs certainement une des raisons pour lesquelles de nombreux auteurs ont nié dans *Psilotum* la présence d'une apicale unique, mais ont admis une zone apicale ou des groupes d'apicales. Il est bien évident que, dans une pareille coupe, la structure est difficile à interpréter.

Il est vraisemblable que cette complexité est due au fait que, lorsque les apicales se divisent en leur milieu plusieurs fois de suite, elles perdent leur forme pyramidale. BIERHORST a d'ailleurs observé que, dans une jeune tige aérienne, la cellule apicale d'abord à trois côtés prend « the narrower columnar shape of the adjacent superficial cells ». Mais si nous examinons une tige plus âgée, l'existence de groupes d'initiales, alors distincts les uns des autres, ne fait plus aucun doute. Nous avons pu ainsi constater la présence de

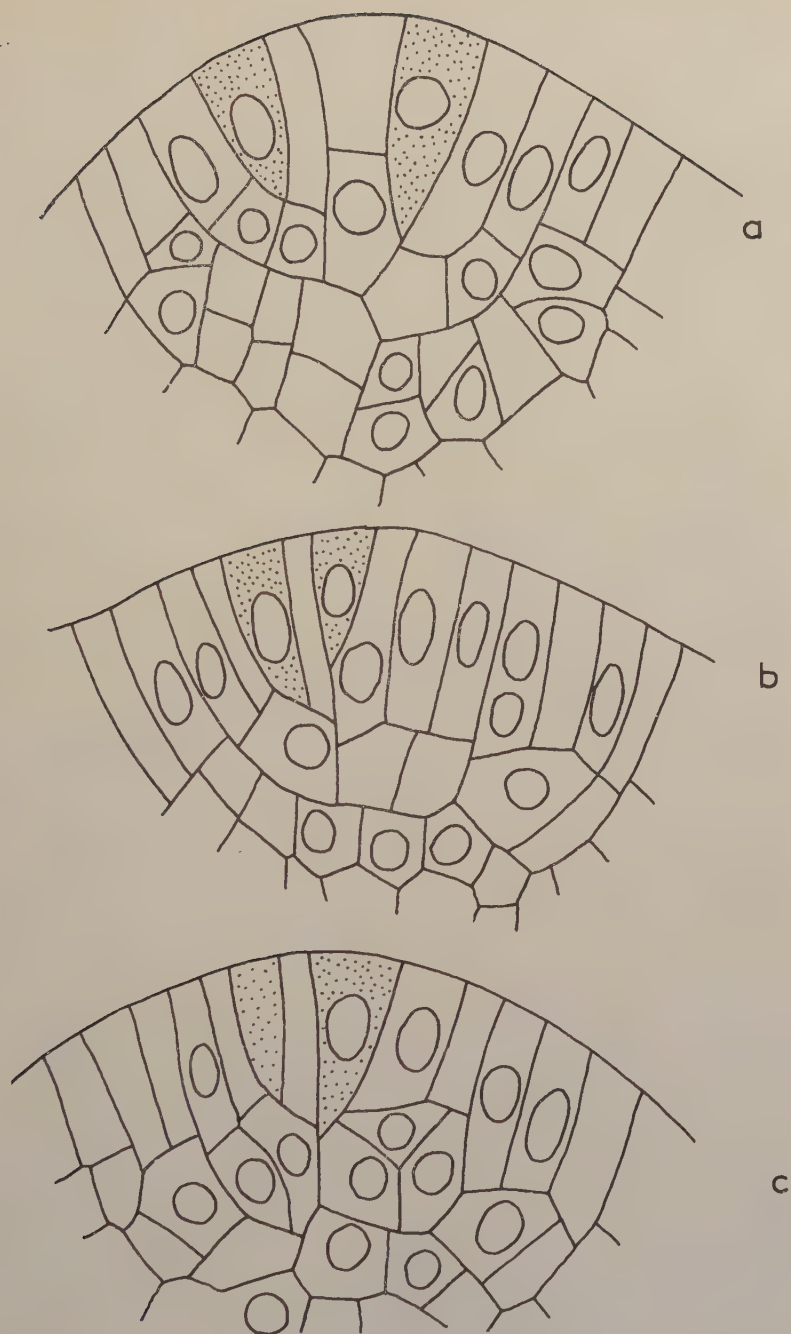


FIGURE 23

- a) Coupe longitudinale faite dans un apex de tige. Deux apicales sont présentes. L'ensemble des segments les plus externes provient d'une apicale qui s'est divisée.
- b et c) Coupes longitudinales faites dans un même apex et appartenant à la même série. Dans b c'est l'initiale de gauche qui est la plus visible; dans c, celle de droite (pour en faciliter la reconnaissance, les initiales sont pointillées).

quatre groupes d'initiales : dans ce cas le dôme apical est très surbaissé mais aucune trace de ramification n'est encore visible. Ces groupes d'initiales ne naissent pas indépendamment les uns des autres comme semble le penser BIERHORST, mais proviennent soit de la même initiale, soit d'une des premières cellules dérivées de cette initiale. En effet, nous avons eu la chance de couper des tiges dans lesquelles la disposition des deux initiales filles permet pareille affirmation. La figure « 23 a » montre très nettement deux initiales : celle de droite pourrait avoir pris naissance à partir de la deuxième dérivée de l'apicale située à gauche. La disposition des rangées cellulaires externes prouve clairement qu'elles proviennent d'une seule initiale. D'autre part, la proximité des deux apicales exclut l'idée qu'elles se soient formées après disparition d'une apicale mère.

Par contre, si l'on examine les deux figures 23 b et 23 c appartenant à une même série de coupes, on constate que les deux initiales sont, cette fois, encore beaucoup plus proches l'une de l'autre puisqu'elles ne sont séparées que par une cellule qui est sans doute une dérivée de l'initiale de gauche. On peut remarquer la limite rectiligne entre, d'une part, l'initiale de droite et, d'autre part, la dérivée de l'initiale de gauche. Or, cette limite pourrait très bien s'expliquer par la division médiane de l'apicale mère : il semble cependant hasardeux de l'affirmer. On peut d'ailleurs se demander s'il y a vraiment une nette séparation entre les deux modes de naissance des initiales ; n'est-il pas permis de supposer que les deux initiales puissent correspondre, suivant les cas, soit à deux initiales filles nées d'une division médiane de l'initiale mère, soit à l'initiale mère et à une initiale fille née d'une dérivée de l'initiale mère ? Ceci revient à penser, comme SOLMS-LAUBACH, qu'il n'y a pas de séparation nette entre une ramification dichotomique et monopodiale. Quoi qu'il en soit, il est évident que, par le jeu de leur cloisonnement, ces groupes d'initiales s'éloignent les uns des autres et finissent par être distribués uniformément sur le sommet du vieil apex. Je ne pense donc pas que l'argument de BIERHORST sur la distribution des apicales soit suffisant pour en déduire que la cellule apicale de l'apex mère n'a pas joué un rôle direct dans la naissance des nouveaux apex.

b) *Méristème apical du rhizome.*

Comme ceux des tiges aériennes, les apex de rhizome présentent à leur extrémité une cellule apicale tétraédrique qui offre les mêmes caractéristiques que celle de la tige. Cependant la différence entre la couche extérieure à cellules prismatiques et les couches sous-jacentes est peu accentuée ; parfois même la couche extérieure est formée de cellules isodiamétriques comme celles des couches sous-jacentes.

En ce qui concerne la ramification, les faits sont ici beaucoup plus complexes puisque, comme nous l'avons déjà vu, la ramification peut être soit du type dichotomique soit, ce qui est beaucoup plus fréquent, très irrégulière.

Dans le premier cas, on peut se demander, comme pour la tige, s'il y a véritable dichotomie ou non. Je n'ai jamais trouvé dans les rhizomes de coupes aussi suggestives que dans les tiges.

Dans les trois quarts des ramifications très irrégulières que j'ai examinées, les apex étaient lésés. Il paraît donc probable que les traumatismes jouent un rôle dans les ramifications. On sait déjà que chez diverses plantes les traumatismes sont souvent en relation avec une reprise de l'activité méristématique. Dans notre *Psilotum*, si le traumatisme intéresse une région différenciée de la tige ou du rhizome, il y a, comme l'a déjà remarqué HOLDEN (1930), élongation des cellules et ensuite recloisonnements, de sorte que les cellules méristématiques sont disposées en files. Si le traumatisme intéresse la région apicale, on note également une augmentation de l'activité méristématique avec formation possible d'une ou de plusieurs apicales. Ce phénomène a déjà été étudié par BIERHORST qui note « qu'une blessure peut stimuler la formation d'un ou de plusieurs centres de croissance méristématique autour de l'apex ancien, même si la cellule apicale primitive n'a pas été directement lésée. » Certains foyers méristématiques ne se développant guère, on peut penser que l'activité d'un foyer dépend essentiellement de deux facteurs qui seraient la persistance ou non de l'apicale primaire et le lieu de formation de la nouvelle apicale dans la région méristématique préexistante.

BIERHORST, pour illustrer l'ontogénie de plusieurs types de ramifications, a fait une série de dessins semi-schématiques qui expliquent très bien les variations observées dans les ramifications des rhizomes de *Psilotum*. J'ai donné d'autres exemples de ramifications en essayant de les expliquer par la position des nouvelles initiales. J'ai envisagé deux cas suivant que l'initiale était traumatisée ou non.

Envisageons le cas où l'initiale disparaît. Deux possibilités se présentent :

— Une seule initiale se reforme et la croissance continue normalement. Seule une constriction à la place de la blessure peut rappeler qu'il y a eu traumatisme.

— Deux initiales se développent. Trois possibilités peuvent s'offrir suivant que ces deux initiales ont une intense et égale activité méristématique, une égale mais faible activité, ou bien n'ont pas la même activité.

Dans le premier cas on obtient une ramification du type dichotomique. J'ai effectivement obtenu une série de coupes montrant une telle dichotomie avec, à l'intersection des deux branches filles, une région lésée. Mais il est évidemment délicat de décider si la blessure est la cause de la ramification.

Si les deux initiales ont une faible et égale activité méristématique, la croissance se fait principalement grâce à la région méristématique située sous les apicales. Conséquence : les apicales restent proches l'une de l'autre sur un long parcours. Ce sont les « cladodes » de BERTRAND ou « branches fasciées unies qui continuent directement la branche mère ».

Enfin ces deux initiales peuvent manifester une activité différente. On obtient une ramification avec deux branches inégales.

Envisageons à présent le cas où le traumatisme n'intéresse pas l'initiale même, mais une région voisine. Si la nouvelle initiale se divise activement, il y aura formation d'une nouvelle branche, mais très souvent l'initiale subit quelques divisions et la nouvelle région méristématique ainsi formée n'évolue plus. On peut penser à un rôle inhibiteur de l'initiale primitive. La croissance de l'apex principal repousse latéra-

lement cette région méristématique momentanément non fonctionnelle. Comme l'ont indiqué BERTRAND et SOLMS-LAUBACH, si l'apex principal venait à disparaître, la croissance du rhizome reprendrait à partir de cet apex secondaire.

Si l'on examine le trajet des faisceaux libéro-ligneux dans le système des ramifications du rhizome, on peut constater que l'angle formé par les faisceaux libéro-ligneux des deux ramifications est variable. Dans les dichotomies, les faisceaux font entre eux un angle variant autour de 45°. Souvent cet angle est beaucoup plus aigu : ceci arrive par exemple lorsque les apex croissent longtemps côte à côte. Dans ce cas les faisceaux libéro-ligneux finissent par être parallèles sur un certain parcours. Dans le cas des ramifications à angle droit, on remarque que l'angle de divergence est d'abord très aigu, puis, que le faisceau de la branche latérale se coude fortement. Ceci se passe même lorsque les branches latérales forment un angle obtus avec la branche principale. Nous n'avons donc jamais observé entre les faisceaux, comme BIERHORST le signale, des divergences supérieures à 180°.

Initiales et cellules qui en dérivent ont une taille différente suivant le niveau considéré. BIERHORST a déjà fait une étude précise et statistique de ce fait. Si l'on compare des coupes longitudinales faites dans un rhizome, dans une tige de 4 cm de hauteur et dans une tige de 20 cm, on constate les phénomènes suivants :

1° Le rapport $\frac{\text{volume nucléaire}}{\text{volume cellulaire}}$ reste à peu près tou-

jours le même dans la région apicale de ces différents organes.

2° Les volumes cellulaire et nucléaire diminuent dans la partie aérienne de la plante, de la base à son extrémité triquète.

3° On observe la même fluctuation de taille dans les tissus. Ainsi les trachéides de la base de la tige ont un diamètre supérieur à celles des extrémités. Il y aurait là un fait en faveur de l'hypothèse de WARDLAW (1944) selon laquelle il existerait une relation directe entre la diffusion d'une ou de

plusieurs substances à partir des cellules actives du méristème terminal et la différenciation initiale du tissu vasculaire.

2^o HISTOGÉNÈSE DE LA TIGE ET DU RHIZOME.

Les différents tissus se différencient-ils d'une manière constante et régulière en relation avec la segmentation de la cellule apicale ? De nombreux auteurs dont BOWER (1923), WARDLAW (1944-1945), ont déjà envisagé ce problème chez les Ptéridophytes. Ainsi BOWER a montré que chez les *Equisetaceae*, comme dans beaucoup de Ptéridophytes, la segmentation ne détermine pas l'histogénèse, c'est-à-dire qu'il n'y a pas correspondance obligatoire entre la segmentation à l'apex et l'origine des tissus. WARDLAW se trouve à tous points de vue en accord avec cette idée. Les observations faites sur des apex de *Psilotum* viennent confirmer celles effectuées sur d'autres Ptéridophytes : il n'y a aucune relation absolue entre la cellule apicale, ses dérivés et les différents tissus de la tige ou du rhizome. On trouve, en effet, de très nettes différences dans cette histogénèse selon que l'on examine un apex de rhizome ou de tige, un apex de tige de fort calibre ou un apex de tige triquètre.

Comparons tout d'abord un apex de rhizome et un apex de tige, tous deux de forte taille (planche VI, fig. a et b). Dans l'apex de tige, entre l'apicale et le procambium, se situe une zone méristématique très développée de sorte qu'il est difficile d'établir une relation précise entre l'origine de la moelle du cylindre central, de l'écorce et des dérivés de l'apicale. Le procambium est lui-même très développé et l'on peut observer le passage lent et graduel entre les cellules méristématiques, les cellules procambiales et les cellules différenciées. Dans le rhizome, au contraire, l'allongement se fait près de l'extrémité et très brusquement, de sorte que l'on passe assez brutalement des cellules méristématiques aux cellules déjà différenciées et ayant subi un allongement important. Ainsi, l'absence d'éléments annelés ou spiralés dans le rhizome se comprend fort bien puisque les premiers éléments se forment dans une région où l'allongement est

presque terminé : ils sont alors scalariformes. Par suite de l'absence de zone méristématique développée, la correspondance entre les dérivées de l'apicale et les différents tissus du rhizome est très nette. Les cellules les plus internes des dérivées de l'apicale donnent naissance au procambium, les moyennes au cortex. Comme dans la tige, les cellules de la couche la plus externe peuvent se diviser quelquefois péri-clinalement.

Les apex de tiges triquètres rappellent plutôt par l'absence de zone méristématique les extrémités de rhizomes.

Une coloration vitale au rouge neutre, sur des coupes à main levée, montre que les systèmes vacuolaires des cellules varient avec le tissu observé. Cellules apicales et cellules épidermiques ont des vacuoles rouge vineux, tandis que le système vacuaire des cellules de l'écorce présente une teinte orangée. Dans le procambium nous retrouvons, dans la région destinée à former du liber, des vacuoles roses. Cette teinte se retrouve d'ailleurs dans le parenchyme libérien d'une tige âgée.

B. — MORPHOGENÈSE DE LA FEUILLE

Le développement des feuilles a été peu étudié et les quelques auteurs qui s'en sont préoccupés l'ont souvent fait très superficiellement et dans un but de comparaison. C'est ainsi que BIERHORST compare feuille stérile et fertile, WARDLAW (1957) microphyllé et macrophyllé. Seul VETTER a examiné le problème d'une façon approfondie et indépendamment de toute autre question. Pour BIERHORST la première indication de l'appareil stérile est un léger renflement sur le flanc du dôme apical. En section radiale, la couche superficielle de ce bourgeon montre une dominance de divisions anticlinales, tandis que les cellules internes montrent une dominance de divisions périclinales. Il résume ainsi la formation de la feuille stérile : « the bulge is the result of a « wawe action » following a series of anticlinal divisions in the axil. » BIERHORST a souvent observé au sommet de

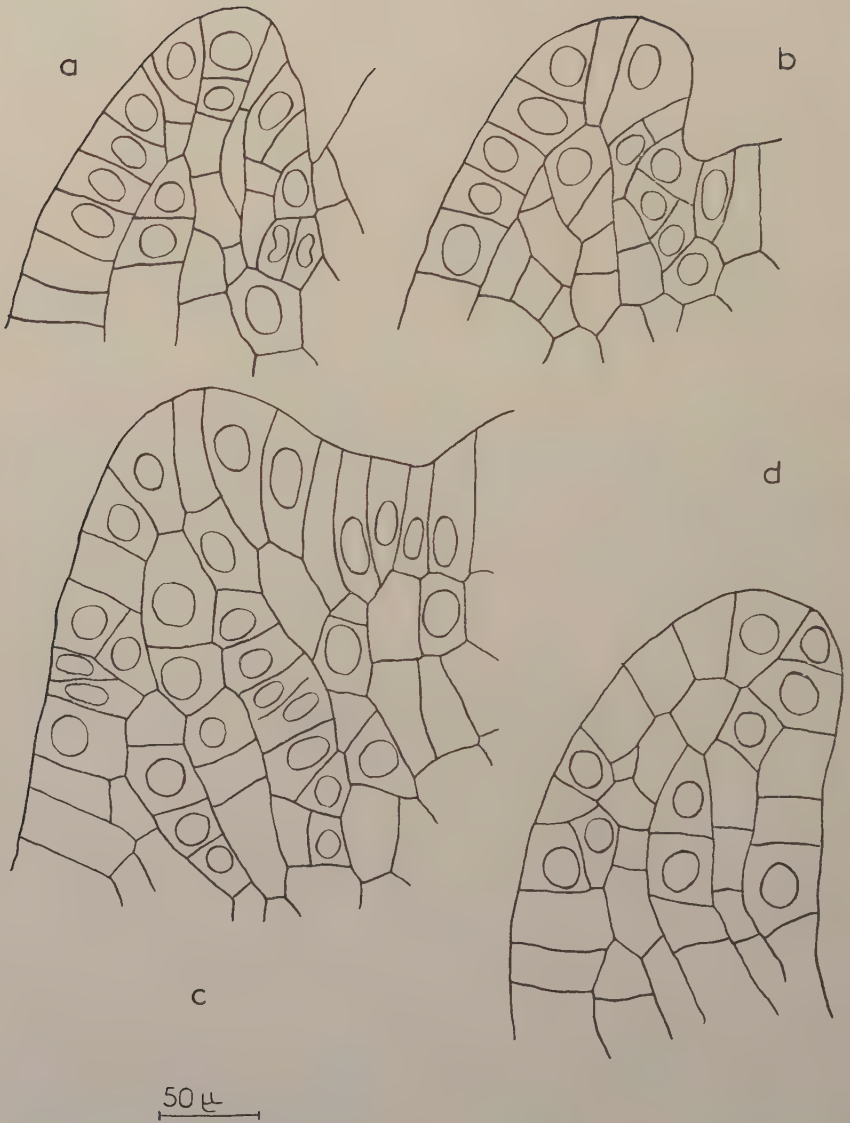


FIGURE 24

- a et b) Coupes longitudinales médianes d'ébauches foliaires nées sur une tige triquète.
c) Coupe longitudinale médiane d'une ébauche foliaire de tige pentagonale.
d) Jeune feuille.

l'ébauche foliaire une cellule en coin mais il n'en a jamais vu les divisions caractéristiques.

VETTER avait déjà fait les mêmes observations que BIERHORST, mais pour lui la toute première ébauche foliaire dériverait d'une initiale véritable avec les trois premières divisions caractéristiques. Très rapidement d'ailleurs cette croissance par initiale serait remplacée par une croissance de la tunique et du corpus. Il est évidemment très regrettable que VETTER n'ait pas illustré son article de photographies, car ses dessins nous paraissent souvent insuffisants pour permettre d'affirmer l'existence d'une apicale. Comme BIERHORST, je pense que l'ébauche foliaire provient du jeu de deux sortes de divisions cellulaires : divisions anticlinales dans la couche de cellules superficielles et divisions péricleinales dans les cellules sous-jacentes. Ces cellules sont disposées en rangées dont le nombre varie de 3 à 5. J'ai souvent rencontré au sommet d'une ébauche foliaire une cellule triangulaire. Mais cette cellule ne présente aucune des caractéristiques permettant de supposer qu'il s'agit d'une initiale. Reste donc l'initiale foliaire très précise qui, d'après VETTER, jouerait un rôle dans les stades tout à fait primaires du développement foliaire. Cette initiale serait localisée au sommet de l'ébauche, puis très rapidement sur sa face abaxiale.

Je ne l'ai jamais observée. J'ai, par contre, remarqué de nettes différences dans la taille et dans la structure des ébauches foliaires, différences en relation avec la grosseur de la tige. Les figures 24 a, b et c montrent trois ébauches foliaires en coupe longitudinale : les deux premières correspondent à une tige triquète, la troisième à une grosse tige de 3 mm de diamètre. L'ébauche foliaire est d'autant plus grosse que la tige sur laquelle elle naît est grosse. Dans ce cas, elle est constituée d'une couche superficielle formée de cellules cylindriques et subissant de nombreuses divisions péricleinales. La masse interne est formée de 4 à 5 rangées de cellules et les faces ab- et adaxiales se ressemblent. Au contraire, dans les ébauches foliaires de tiges triquètes (fig. 24 a et b, planche VII a et b), il apparaît une nette dissymétrie. Sur le côté abaxial on retrouve la couche régulière de cellules destinées à donner l'épiderme foliaire. Sur le côté tourné vers la tige cette couche n'est plus distincte car

les cellules ont souvent une forme variable, avec les cloisons anticlinales concaves du côté regardant l'apex de la tige. Il n'est pas rare de trouver sur cette face des cellules plus ou moins triangulaires. Il est très net que les cellules superficielles de la base foliaire subissent des divisions anticlinales à un rythme accéléré. On peut donc penser que la jeune ébauche est soumise à deux poussées : l'une venant de l'intérieur et dirigée vers l'extérieur, poussée due aux rangées cellulaires internes, l'autre dirigée de la base de l'ébauche foliaire vers le sommet. Dans les feuilles de la région distale la poussée dirigée de haut en bas l'emporte et peut être à l'origine de la forme bien spéciale des cellules observées sur la face abaxiale. Au contraire, dans les ébauches foliaires d'une jeune et grosse tige, le nombre de rangées des cellules internes est assez élevé puisqu'il peut être de 4 ou 5 et s'oppose à la poussée provoquée par les divisions anticlinales de la base foliaire. Ainsi, il y a une certaine symétrie entre la face abaxiale et adaxiale. Par la suite le développement de la feuille se fait grâce aux divisions périclines des cellules internes et externes de la base des ébauches foliaires.

J'ai jusqu'à présent employé le terme de feuille mais, comme l'a justement fait remarquer WARDLAW, les microphylls des *Psilophytinae*, *Equisetinae*, *Lycopodinae* et les macrophylls des *Filicinae* et Spermaphytes ont été considérés par quelques botanistes comme des organes tout à fait distincts. BIERHORST, par exemple, emploie toujours le terme « appendage » et jamais « leaf ». Or WARDLAW s'est justement appuyé sur le développement des feuilles de *Psilotum* et de *Tmesipteris* pour montrer que la naissance d'un primordium foliaire dans toutes les classes est remarquablement uniforme. Pour cet auteur la feuille « réduite » du *Psilotum* provient d'un primordium normal dont le développement ultérieur est rendu impossible peut-être par suite de polyploïdie. WARDLAW, s'appuyant sur le fait que *Psilotum* est une plante polyploïde, reprend l'idée émise par BERTRAND selon laquelle les Psilotes seraient des formes dérivées de types ancestraux à grandes feuilles.

DEUXIÈME PARTIE

FRUCTIFICATION

Toutes les tiges de *Psilotum* suffisamment robustes peuvent fructifier à partir d'un âge convenable. DARNELL-SMITH (1917) a noté que les plantes qui croissaient dans les environs de Sydney fructifiaient de septembre à mars. Dans les serres du Parc de la Tête-d'Or, les *Psilotum* fructifient régulièrement pendant toute l'année. Elles produisent des appareils sporifères à trois loges qui ont été appelés indifféremment sporanges ou synanges.

Les fructifications apparaissent sur les rameaux triquètres ou exceptionnellement sur des rameaux quadrangulaires, c'est-à-dire sur les ultimes ramifications des tiges aériennes. Elles sont insérées par un très court pédoncule sur la face ventrale d'une feuille; cette feuille, que nous appellerons feuille fertile, diffère des autres feuilles par son extrémité bifide. J'appellerai appareil sporangifère l'ensemble feuille fertile-sporange. Pour ces feuilles fertiles, l'angle de divergence est $1/3$ si la tige est triquètre, alternativement $1/4$ et $1/2$ si la tige est quadrangulaire. Les appareils sporangifères sont, le plus souvent, régulièrement espacés le long d'une spire qui peut être dextre ou senestre : ils peuvent être, dans de rares cas, groupés par deux. On peut en compter jusqu'à 30 et même 40 sur le même rameau. Près de l'apex le très jeune sporange est caché par la feuille qui le porte, tandis que, dans la partie basale de la tige fructifère, le sporange qui a considérablement augmenté de taille masque plus ou moins la feuille bifide.

La série d'appareils sporangifères peut être interrompue par quelques feuilles stériles généralement à une seule pointe et toujours situées sur la spire. Ce fait n'est d'ailleurs aucunement préjudiciable à la théorie des hélices foliaires. On peut très bien admettre que des facteurs externes ou internes agissent pendant un certain laps de temps sur les centres générateurs (qu'ils soient sur une spire, des hélices obliques ou des orthostiques) et inhibent la formation des sporanges.

L'appareil sporangifère du *Psilote* et sa signification morphologique ont déjà soulevé de nombreuses controverses. Deux clans s'opposent : les « foliaristes » et les « axialistes ». D'après les « foliaristes », tels SOLMS-LAUBACH (1884), BOWER (1903), le sporange naît sur la feuille. Pour les « axialistes » comme JURANYI (1871), GOEBEL (1881), BIERHORST (1956), le sporange est caulinaire.

BIERHORST, reprenant les idées de JURANYI, interprète l'appendice fertile des *Psilotaceae* comme un verticille de sporanges (2 ou 3) soudé à un axe central et un verticille de 2 ou 3 appendices stériles. Pour arriver à ces conclusions, cet auteur s'appuie sur la présence d'une apicale au sommet de l'ébauche sporangifère et d'une trace vasculaire correspondant à chaque loge du sporange. Il décrit la naissance de l'appendice fertile sous forme d'une protubérance sur le côté abaxial du sporange : d'après lui, cet appendice fertile apparaîtrait sur le côté du sporange comme l'appendice stérile apparaîtrait sur l'apex végétatif. Ensuite ce bourgeon devient bilobé. BIERHORST illustre son exposé de figures qui malheureusement ne concernent que des coupes : aucun dessin n'a trait aux aspects morphologiques de la croissance sporangiale.

SOLMS-LAUBACH, qui est le seul à avoir représenté tous les jeunes stades du développement de l'appareil sporangifère, exprime une opinion différente. Il considère l'appareil sporangifère comme une feuille ramifiée dont une partie serait fertile, l'autre stérile. En raison de ces divergences et malgré les nombreux travaux antérieurs concernant le développement de l'appareil sporangifère, il a semblé nécessaire de reprendre ce travail.

Il est bien évident que, pour mieux suivre ce développement, il est indispensable de connaître à fond la structure de

l'appareil sporangifère mûr. On envisagera donc successivement :

- l'appareil sporangifère mûr avec étude de la morphologie, de l'anatomie et de la déhiscence du sporange ;
- le développement de l'appareil sporangifère en insistant sur les aspects morphologiques puis anatomiques ;
- un chapitre spécial sera consacré à la méiose et au développement des spores.

CHAPITRE IV

APPAREIL SPORANGIFÈRE MUR

A. — MORPHOLOGIE

Les synanges sont de petites sphères de 2 à 3 mm de diamètre, présentant trois sillons assez profonds qui délimitent trois côtes principales correspondant aux trois loges. Chaque côte est à nouveau subdivisée dans ses deux tiers supérieurs par un sillon peu profond, le long duquel se produit la fente de déhiscence (fig. 25 a, planche VIII a). Les sporanges, d'abord verts, deviennent à maturité jaune vif puis jaune brun. De nombreuses anomalies peuvent être observées, telles que feuilles porteuses trifides, synanges à deux loges ou éventuellement sporange isolé. Après la déhiscence des sporanges, les tiges fertiles se flétrissent et meurent.

B. — ANATOMIE

La planche VIII b, qui représente une coupe transversale du synange mûr, montre les trois loges dont chacune renferme de très nombreuses spores et les trois cloisons dont l'union forme un axe central nommé columelle. La partie extérieure de la paroi est constituée de grandes cellules

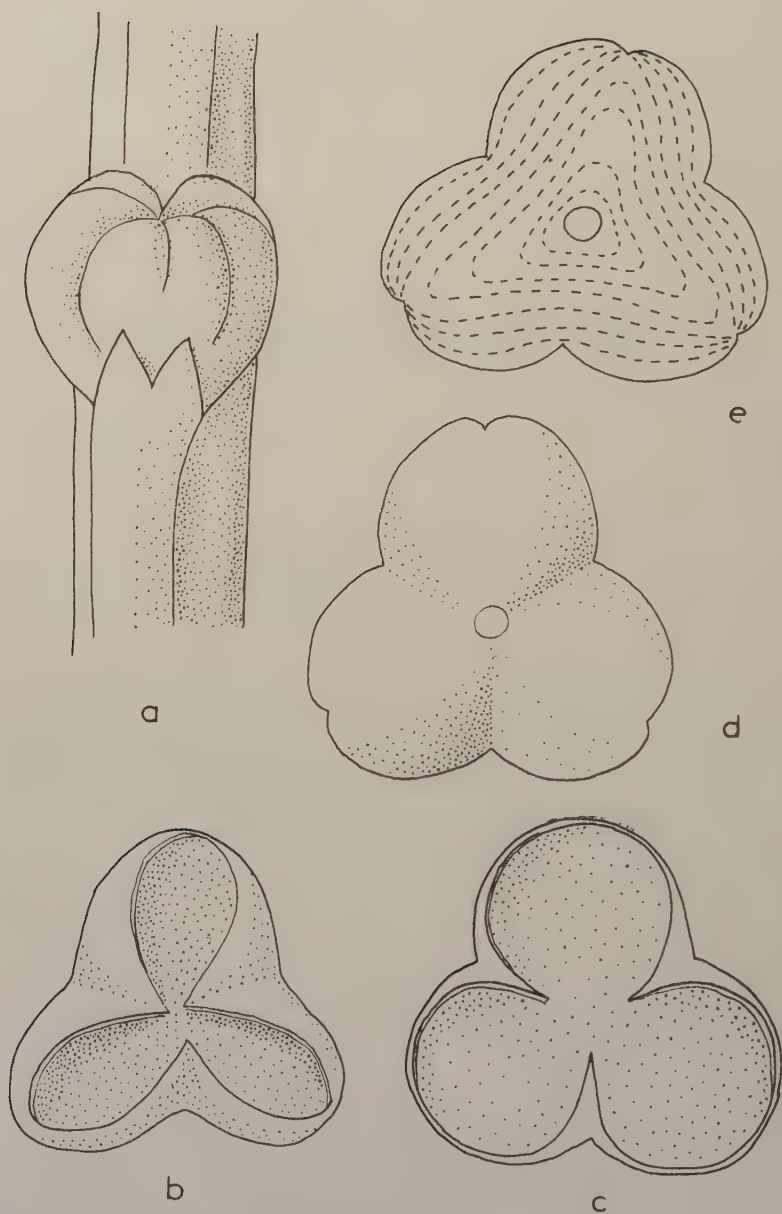


FIGURE 25

- a) Synange mûr avant la déhiscence.
- b) Synange vu par dessus, montrant le début de la déhiscence.
- c) Synange vu par dessus, en fin de déhiscence.
- d) Synange vu par dessous, en fin de déhiscence.
- e) Schéma d'un synange vu par dessous, en fin de déhiscence (les pointillés montrent le sens de l'allongement des cellules).

allongées anticlinalement ; seule, la région correspondant à la fente de déhiscence est formée de deux files de cellules beaucoup plus petites. Toutes ces cellules ont leurs parois internes et latérales fortement lignifiées. La paroi externe reste cellulosique mais est recouverte d'une épaisse cuticule.

Sous cette couche extérieure, nous distinguons 4 à 5 assises de cellules très aplaties, aux parois périclinales épaisses mais le plus souvent cellulosiques. Les parois anticlinales se lignifient fortement. Certaines de ces cellules peuvent même présenter des épaississements lignifiés perpendiculaires à leur allongement.

Les six schémas, figure 26, qui reproduisent une série de coupes transversales faites dans un axe sporangifère, montrent nettement qu'à l'état adulte le pédoncule du sporange s'insère sur la feuille. Un petit faisceau libéro-ligneux parcourt ce pédoncule. Le xylème est constitué de files de trachéides en nombre variable, très souvent trois, parfois jusqu'à huit ou dix. Il est entouré de phloème et d'un endoderme. Ce faisceau pénètre jusque dans la base du sporange où il se réduit et finit par disparaître. Dans sa position terminale, l'endoderme est souvent absent. Suivant BIERHORST, à la base du sporange, ce faisceau se divise en trois groupes, chacun correspondant à une loge. Dans les préparations que nous avons observées, cette scission constitue une exception.

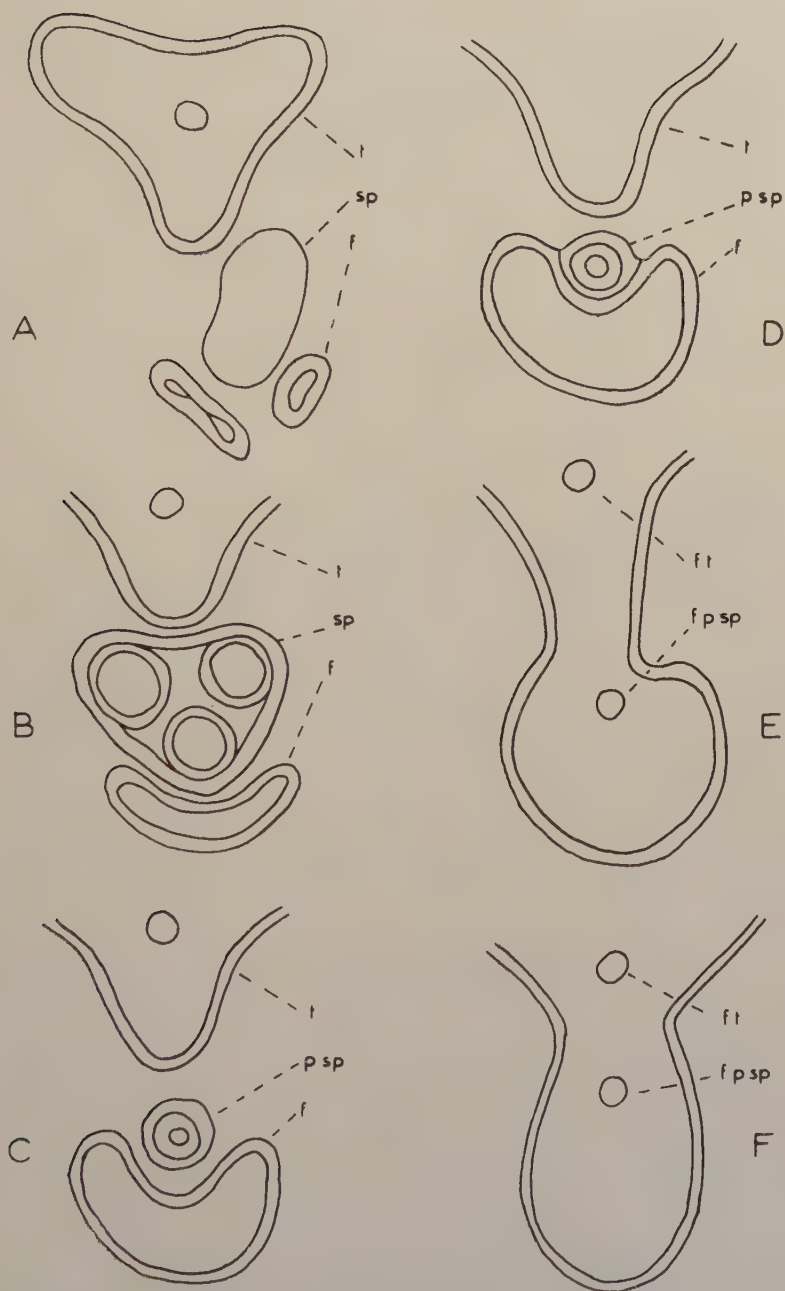
C. — DEHISCENCE

La déhiscence est loculicide. Les différentes étapes sont représentées figure 25 b et c : le sporange encore bien reconnaissable avec ses trois fentes peu ouvertes (fig. 25 b) prend peu à peu l'aspect d'une coupe évasée et peu profonde, à trois lobes (fig. 25 c et d). Le mécanisme de la déhiscence ne peut se comprendre que par l'examen approfondi de la paroi sporangiale. Les cellules de cette paroi ont, en effet, une forme et une orientation en relation étroite avec leur localisation. Elles sont pour la plupart beaucoup plus longues et larges ; font exception les cellules de bandes longitudinales

FIGURE 26

Aspects successifs de sections transversales d'un axe sporangifère en fonction du niveau de la coupe :

- Le schéma A montre les deux pointes de la feuille, le sommet du sporange et la tige triquète.
 - Schéma B : coupe transversale équatoriale du sporange; les trois loges sont sectionnées (la tige triquète n'est que partiellement représentée).
 - Schéma C : le sporange n'est plus représenté que par son pied.
 - Schéma D : coupe faite à la jonction du pied sporangifère et de la feuille.
 - Schémas E et F : coupes faites à la jonction de la feuille et de la tige (les deux faisceaux libéro-ligneux sont encore nettement séparés).
- f : feuille; f. p. sp. : faisceau pied sporange; f. t. : faisceau tige; sp. : sporange;
t. : tige; p. sp. : pied du sporange.



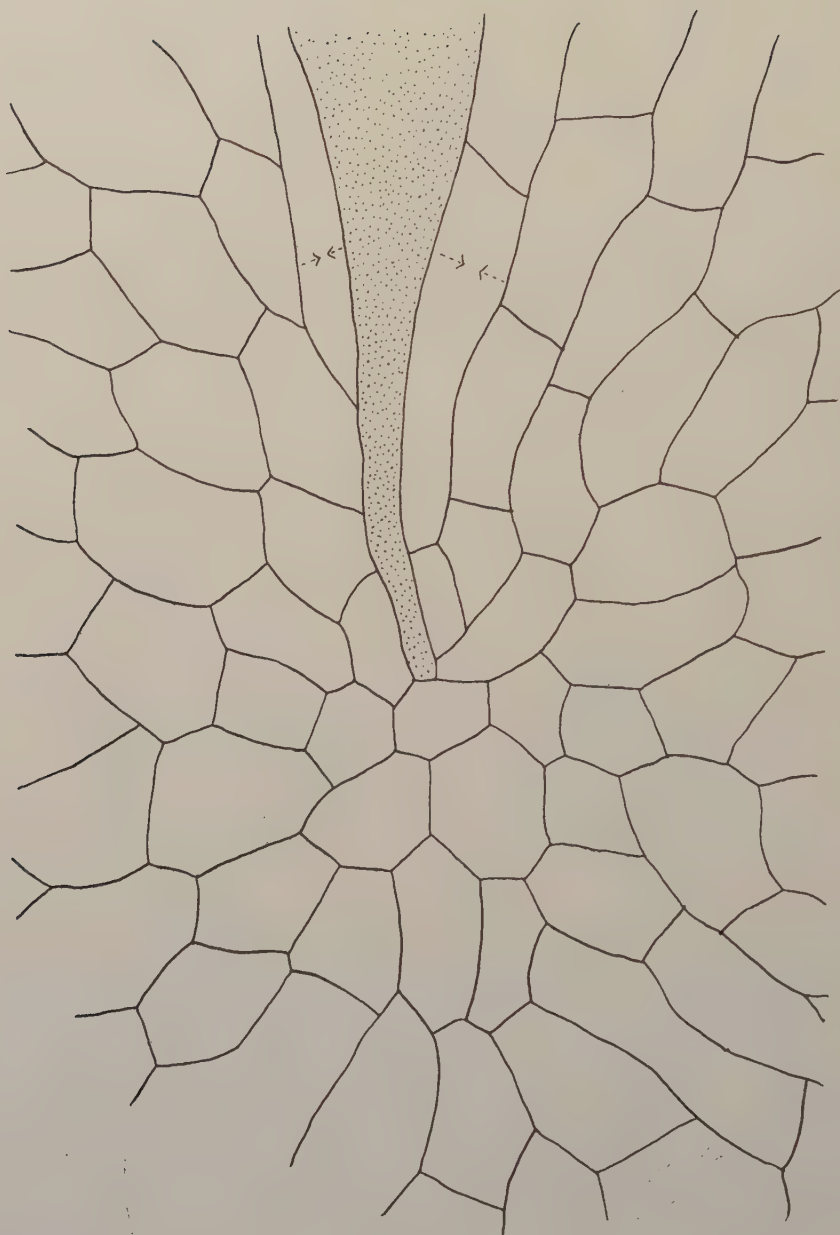


FIGURE 27

Dessin de détail de la paroi sporangiale montrant l'extrémité basale de la fente de déhiscence (cette dernière est représentée par un pointillé).

correspondant à l'emplacement des cloisons internes. Sur la figure 25 e, les tirets indiquent le sens de l'allongement des cellules de la paroi : on peut ainsi constater que les cellules sont allongées parallèlement aux fentes de déhiscence, tandis qu'elles sont perpendiculaires aux trois cloisons internes. La figure 27 montre en détail les cellules qui environnent l'extrémité basale d'une fente de déhiscence. On peut constater la disposition rayonnante des cellules autour de cette extrémité. Bien que la convexité gêne les mesures, la taille des différentes cellules a été déterminée le plus exactement possible avant et après la déhiscence. Les résultats obtenus avec six cellules et exprimés en μ sont rassemblés sur le tableau suivant :

Moyenne des longueurs des cellules avant déhiscence.	142,1 μ
Moyenne des longueurs des cellules après déhiscence.	132,4
Diminution de longueur	9,7
Diminution de longueur en % de la longueur initiale.	6,3 %
Moyenne des largeurs des cellules avant déhiscence .	54,6
Moyenne des largeurs des cellules après déhiscence .	36,9
Diminution de largeur	17,7
Diminution de largeur en % de la largeur initiale. .	31,8 %

On voit que la diminution de dimension exprimée par rapport à la dimension initiale est beaucoup plus forte pour la largeur que pour la longueur. Cette diminution peut résulter de la disposition des microfibrilles parallèlement à l'allongement cellulaire ou dans une position bien plus proche de cette ornementation que de l'ornementation perpendiculaire : elle peut également résulter du phénomène de cohésion qui intervient lors du dessèchement cellulaire. Elle peut enfin être la résultante de ces deux phénomènes. Quoi qu'il en soit, lorsque les grandes cellules allongées, qui bordent le sillon, se dessèchent, ce dernier est soumis à deux forces à peu près

égales et opposées qui provoquent la rupture. D'autre part, dans la bande qui s'étend entre deux fentes de déhiscence, le raccourcissement des cellules provoque un raccourcissement général de la moitié supérieure du sporange, d'où la forme en coupe évasée. En laboratoire, on peut provoquer à volonté l'ouverture et la fermeture des sporanges en les desséchant et en les humidifiant.

CHAPITRE V

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL SPORANGIFÈRE

A. — ASPECT MORPHOLOGIQUE

Les premières ébauches reconnaissables de l'appareil sporangifère se distinguent des appendices stériles par leur taille plus grosse et leur forme plus trapue. Vues dorsalement (fig. 28 a et c) leur contour a une forme grossièrement pentagonale, un des côtés du pentagone correspondant à l'insertion sur la tige. Une légère protubérance est nettement visible dans la partie supérieure de la face ventrale (fig. 28 d) mais, comme l'ébauche sporangifère présente une nette courbure en direction de l'apex, on passe insensiblement de la face dorsale à la face ventrale par l'intermédiaire de cette protubérance qui n'est autre que l'ébauche sporangiale. Ce stade que j'appellerai stade I ne se rencontre que très rarement : il est donc probablement de courte durée.

Le stade suivant ou stade II (fig. 28 e) est caractérisé par le développement d'un bourrelet qui unit les deux angles latéraux de l'ébauche plus jeune (planche IX b). Par ce processus, la partie médiane et subterminale qui correspond à l'ébauche du sporange passe sur la face supérieure de l'organe sporangifère. Dans la suite du développement, la croissance de ce bourrelet se fait d'une façon inégale car les deux extrémités se développent beaucoup plus vite que la partie médiane (fig. 28 f, planche IX d), ébauchant ainsi

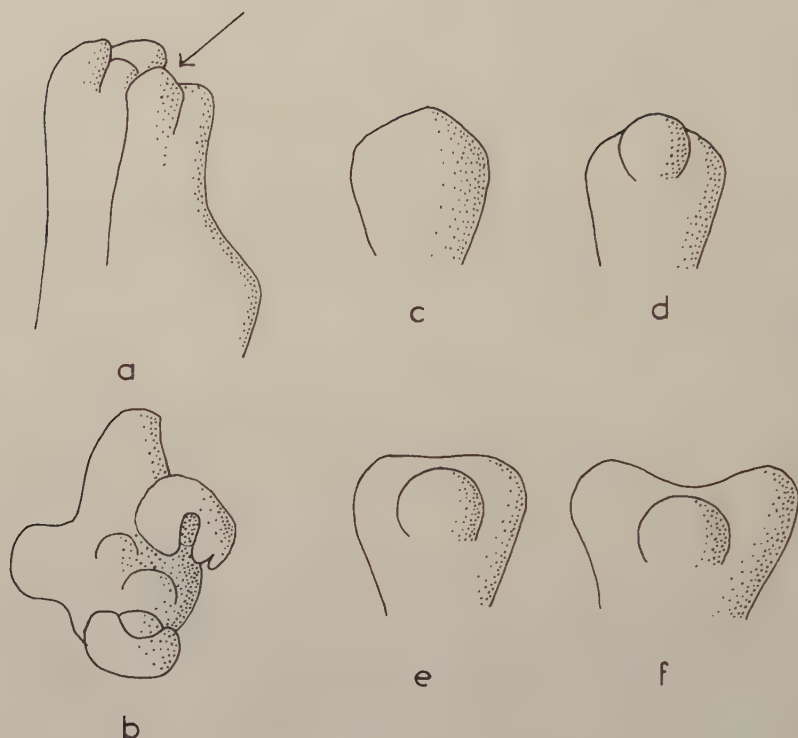


FIGURE 28

- a) Extrémité de rameau sporangifère vu latéralement et correspondant à la planche IX a. Au premier plan, marquée par une flèche, une très jeune ébauche sporangifère dont la partie supérieure est nettement triangulaire. L'apex de la tige n'est pas visible. À gauche se trouve une feuille déjà bien différenciée avec les deux lobes qui encadrent le jeune sporange.
- b) Extrémité de rameau sporangifère vu par dessus et correspondant à la planche IX b. Au centre du dessin, se trouvent deux protubérances : celle de droite correspond à l'apex de la tige, celle de gauche à un jeune appareil sporangifère non différencié. Sous l'apex se trouve une jeune ébauche avec sporange et feuille. La feuille forme un bourrelet autour du sporange.
- c) d) Jeune feuille sporangifère au stade I vue de dos (c) et de face (d).
- e) f) Feuilles sporangifères à un stade plus tardif. Par suite de la croissance abaxiale de la feuille, le sporange est nettement en position ventrale.

les deux pointes de la feuille sporangifère développée (stade III). Jusqu'à ce stade, on constate un certain équilibre entre la croissance du sporange et celle de la feuille porteuse. A partir de ce moment on peut distinguer deux périodes :

une première période pendant laquelle les ébauches foliaires grossissent beaucoup plus vite que le sporange qu'elles recouvrent complètement comme pour le protéger au cours de sa croissance ;

une deuxième période pendant laquelle le sporange continue à croître alors que la feuille a presque atteint sa taille définitive. Il s'ensuit que le sporange, d'abord caché par les extrémités foliaires, s'en dégage de plus en plus au fur et à mesure qu'il approche de sa maturité.

Si l'on compare ces observations avec celles de SOLMS-LAUBACH (1884), on relève quelques légères divergences, portant notamment sur le tout premier stade. D'après SOLMS-LAUBACH, la première ébauche du sporange est d'emblée très ventrale, tandis que, d'après le présent travail, elle apparaît subterminale. Il est probable que le premier stade de SOLMS-LAUBACH correspond déjà au stade II décrit ici, avec bourrelet.

Cette étude morphologique externe permet déjà de tirer deux conclusions :

1^o l'appendice stérile n'apparaît pas sous le jeune sporange, comme l'a décrit BIERHORST ;

2^o dès que l'appareil sporangifère est reconnaissable comme tel, c'est déjà un ensemble complexe avec ébauches de sporange et de feuille.

B. — ASPECT ANATOMIQUE

Avant d'aborder cette étude, il convient de donner quelques précisions sur le choix du matériel et sur les méthodes un peu spéciales, nécessaires dans ce cas. En effet, assez souvent, un rameau sporangifère redevient stérile sur la fin de son développement. Or, les toutes dernières ébauches sont cachées par les appendices plus vieux. C'est pourquoi,

après de nombreux échecs dus à cette irrégularité dans le développement fructifère, il est apparu nécessaire de fixer des extrémités de tige sporangifère puis, sous la loupe binoculaire, de dégager la partie terminale en enlevant toutes les feuilles sporangifères qui cachent les ébauches. Dans ces conditions, on ne garde que l'apex de la tige, entouré des trois premières ébauches. On peut ainsi vérifier l'état de ces ébauches et effectuer un dessin d'ensemble qui permet, une fois les coupes faites, de savoir très exactement à quel stade elles correspondent. L'inclusion elle-même est faite sous la loupe binoculaire de façon à orienter parfaitement l'organe à étudier. Très tôt, dès que les sporanges ont 1 mm de diamètre, leur inclusion s'avère délicate par suite de la cutinisation de leur paroi. Il faut alors les percer avec une micro-aiguille avant de les mettre dans le fixateur et placer l'ensemble sous pression réduite pendant vingt-quatre heures.

L'étude des tout premiers stades des ébauches sporangifères a été effectuée principalement sur des coupes longitudinales médianes. On envisagera successivement un stade à peine différencié (stade I), puis des stades de plus en plus avancés. Dans cette deuxième partie, une description rapide de l'évolution du sporange sera donnée de façon à pouvoir replacer, dans leur cadre, la différenciation de ses différentes parties : cloison, couche externe de la paroi et enveloppe cellulaire située entre elle et le complexe sporogène.

1° ANATOMIE DE TRÈS JEUNES ÉBAUCHES (stades I et II).

On sait déjà qu'une telle ébauche se distingue de celle d'un appendice stérile par son épaisseur plus grande. En coupe longitudinale, nous retrouvons ce caractère. La figure « 29 a » montre que l'épaississement est dû à de nombreuses divisions périclinales. La face ventrale fortement convexe correspond à l'ébauche sporangiale qui n'est pas encore distincte de l'ébauche foliaire. On remarque dans la partie supérieure une cellule plus grande que les cellules environnantes : dans certains cas, elle peut même être plus ou moins tétraédrique. On peut se demander s'il s'agit d'une initiale. Là encore, les avis sont partagés. JURANYI et BIERHORST admettent la présence d'une apicale : aucun de ces auteurs ne donne de

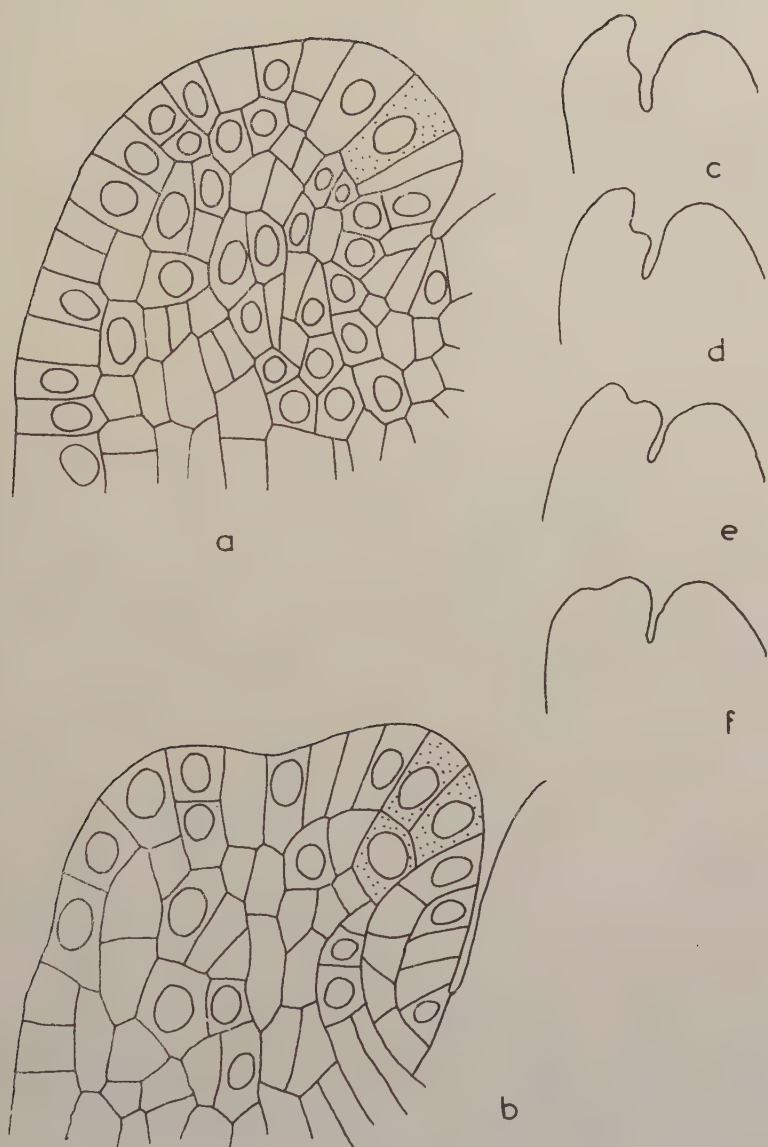


FIGURE 29

- a) Coupe longitudinale médiane d'un appareil sporangifère dans lequel feuille et sporange ne sont pas encore individualisés (stade I).
 b) Appareil sporangifère un peu plus âgé dans lequel le sporange et la feuille porteuse bifide sont nettement différenciés.
 c) d) e) f) Schémas d'une série de coupes longitudinales médianes d'un jeune appareil sporangifère. Sur la droite se trouve l'apex de la tige.
 en c, un des lobes de la feuille est visible, alors que le sporange n'est encore à peine.
 en d, le sporange est déjà plus visible.
 en e, le diamètre du sporange s'accroît alors que la feuille diminue.
 f correspond à la coupe b. La région située à gauche du sporange correspond donc à l'intervalle existant entre les deux lobes de la feuille (initiales de la future cloison en pointillé).

dessins très suggestifs. BOWER signale, dans ses préparations, la présence d'une petite cellule pyramidale mais doute qu'elle soit à l'origine de tout le sporange. Par contre, STRASBURGER et GOEBEL nient sa présence. En fait, on peut affirmer la présence d'une cellule spéciale à l'apex du sporange mais cette cellule n'a probablement pas les caractéristiques requises pour être qualifiée d'initiale sporangiale. On verra son devenir dans l'évolution du sporange.

Dans le stade II (fig. 29 b, planche IX b), non seulement l'ébauche du sporange commence à se distinguer nettement de celle de la feuille porteuse, mais encore, de subterminale, elle est devenue nettement ventrale. Elle est constituée d'une masse cellulaire où pied et tête ne sont pas encore individualisés. On trouve au sommet de l'ébauche sporangiale un groupe de trois cellules disposées en triangle (deux externes, une interne). L'étude des stades plus avancés montre que ces trois cellules proviennent de la cellule particulière déjà observée dans le stade I.

L'étude anatomique de ces très jeunes ébauches permet de renforcer les observations faites à propos de la morphologie. La position de la toute jeune ébauche sporangiale est telle que des axialistes affirmeraient qu'elle est terminale, alors que les foliaristes la jugeraient ventrale. Le problème essentiel est plutôt de constater que d'emblée, lorsque l'ébauche du sporange est reconnaissable, l'ébauche de la feuille porteuse est déjà bien développée. Les données paraissent nettement insuffisantes pour décider de la nature caulinaire ou foliaire du sporange et le fait que, régulièrement, les deux opinions s'affrontent en est une preuve. Il est plus sage d'admettre, comme le fait L. EMBERGER (1960), que l'appareil sporangifère est « sans doute mal individualisé et peut être expliqué par la contraction d'un appareil primitivement plus complexe ».

2^o ANATOMIE DES ÉBAUCHES PLUS AVANCÉES.

a) *Aperçu général de l'évolution du sporange.*

Si l'on examine des stades plus avancés (fig. 30 a et b), on retrouve au sommet du sporange un ensemble cellulaire triangulaire, constitué de cinq cellules dans la figure 30 a,

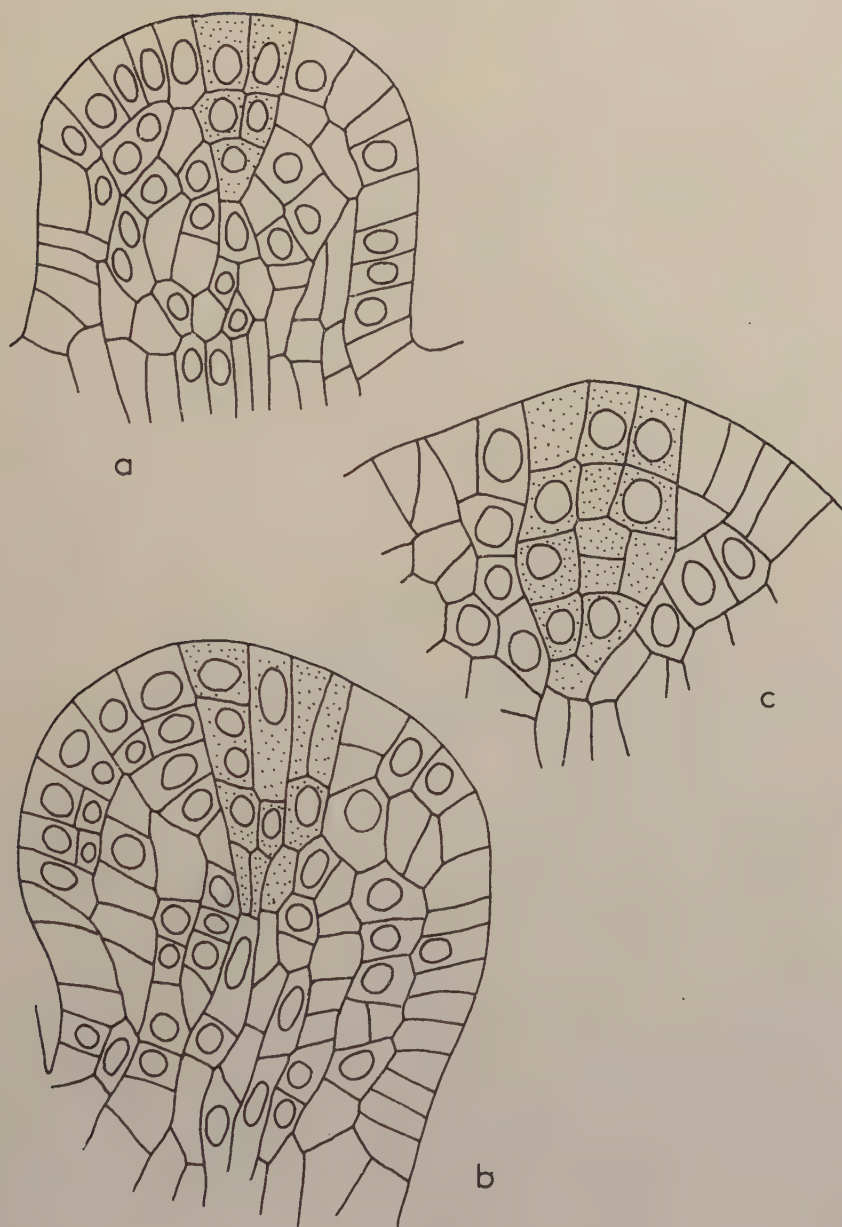


FIGURE 30

- a) Jeune sporange en coupe longitudinale médiane montrant le début du septum et du procambium.
- b) Sporange moins jeune. Remarquer les divisions péricleinales des cellules externes.
- c) Détail d'un septum de sporange correspondant au stade b.
- c) Ensemble cellulaire pyramidal destiné à donner les cloisons.

d'un nombre beaucoup plus élevé dans la figure 30 b. Il ne fait pas de doute que la cellule que nous avons observée au sommet du sporange au stade I est à l'origine de cet ensemble qui n'est autre que l'ébauche de la région axiale supérieure des cloisons. Ce fait pourrait évidemment étayer la théorie axialiste. On remarque cependant que cette cellule ne se divise pas parallèlement à ses faces latérales comme le ferait une apicale tétraédrique de tige. Il semble, au contraire, que la première division péricleine donne naissance à deux cellules superposées, l'une externe, l'autre interne. Ensuite des séries de divisions péricleines et anticlines se produisent et donnent ainsi naissance aux ensembles pyramidaux de plus en plus complexes (fig. 30 c).

Les figures 30 a et b montrent que les cellules situées dans l'axe du sporange sont beaucoup plus allongées que leurs voisines, ce sont les cellules procambiales qui apparaissent donc très tôt. Sur la photographie « a » planche X on retrouve ce procambium et on voit même sa jonction avec le procambium de la tige. Peu à peu le synange se différencie en une tête et un pied. Cette différenciation est due à une prédominance de divisions anticlinales dans la partie basale formée d'une dizaine de rangées cellulaires. Au contraire, les cellules situées de part et d'autre de la région axiale supérieure des cloisons subissent de nombreuses divisions péricleinales. Les premières séries de divisions péricleinales donnent naissance au complexe sporogène, les autres à la couche de cellules aplaties que nous avons vue dans un sporange mûr. Ces différentes parties vont être l'objet d'une étude plus particulière.

b) *Différenciation de la couche externe de la paroi et de l'enveloppe cellulaire située entre elle et le complexe sporogène.*

Après avoir donné naissance au complexe sporogène, les cellules de la couche externe subissent encore une ou plusieurs divisions péricleinales. La ou les cellules internes ainsi formées s'allongent péricleinalement et se divisent à nouveau suivant leur plan d'allongement. Toutes ces divisions donnent naissance à 3, 4 ou 5 assises de cellules aplaties dont la

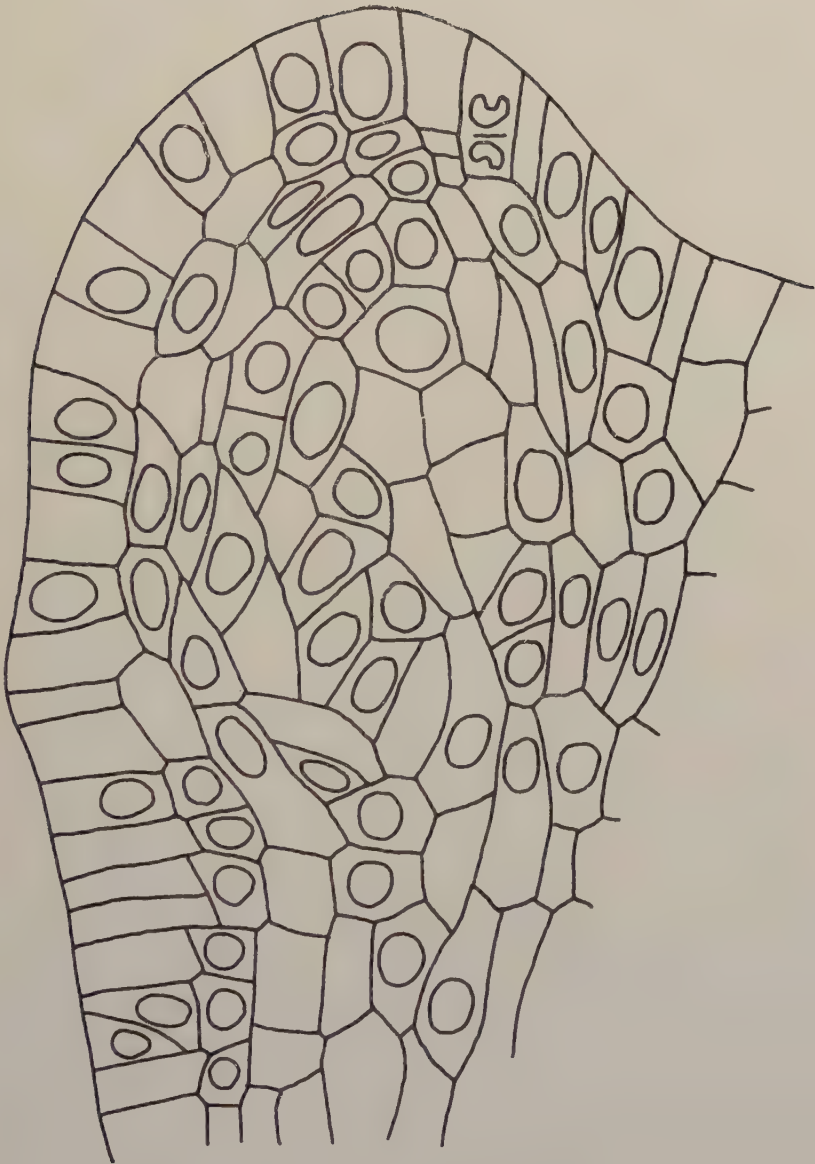


FIGURE 31

Coupe longitudinale de sporange destinée à montrer la formation des couches de cellules aplaties situées sous la paroi externe.

paroi s'épaissit ; ces cellules sont riches en plastes qui se chargent plus tard d'amidon. Il y a donc un léger désaccord avec BIERHORST si l'on admet que la couche prismatique peut se diviser plusieurs fois pour donner naissance à plusieurs cellules de l'assise sous-jacente. BIERHORST a décrit un phénomène beaucoup plus régulier : d'après lui, les cellules superficielles du futur sporange se divisent péricleinalement, donnant une couche de cellules externes et une couche de cellules internes. Celles-ci se divisent à leur tour produisant deux à cinq couches de cellules qui s'aplatissent. Or, si nous examinons la figure 31, nous pouvons remarquer une série de cellules aplaties autour du complexe sporogène, alors que deux cellules de la couche prismatique externe se divisent à nouveau péricleinalement.

Ces cellules prismatiques subissent également de nombreuses divisions anticlinales qui leur permettent de suivre l'accroissement des cellules internes. Nous avons déjà vu que la déhiscence a lieu le long d'un sillon constitué de deux rangées de cellules beaucoup plus petites que les cellules environnantes. Ceci provient du fait que, dans cette partie du sporange, il se produit de tardives divisions anticlinales et surtout péricleinales, alors que les assises de cellules sous-jacentes sont déjà formées (fig. 32). En conséquence, les assises de cellules situées entre la couche externe de la paroi et les cellules du complexe sporogène sont plus nombreuses dans la partie médiane de chaque loge, au niveau du sillon.

La teneur en amidon des cellules de la couche externe et des cellules sous-jacentes varie avec l'âge du sporange. Avec l'âge, la quantité d'amidon diminue jusqu'à devenir nulle dans la couche externe alors qu'elle augmente dans les assises internes. Il faut cependant remarquer que cette richesse en amidon diminue des cloisons vers le sillon. Les cellules sous-jacentes au sillon en sont pratiquement dépourvues.

c) *Différenciation du complexe sporogène.*

A part GOEBEL (1881), qui pense que le matériel archesporial provient d'une cellule unique, tous les autres auteurs, BOWER (1903), KICK (1870), BIERHORST (1956),

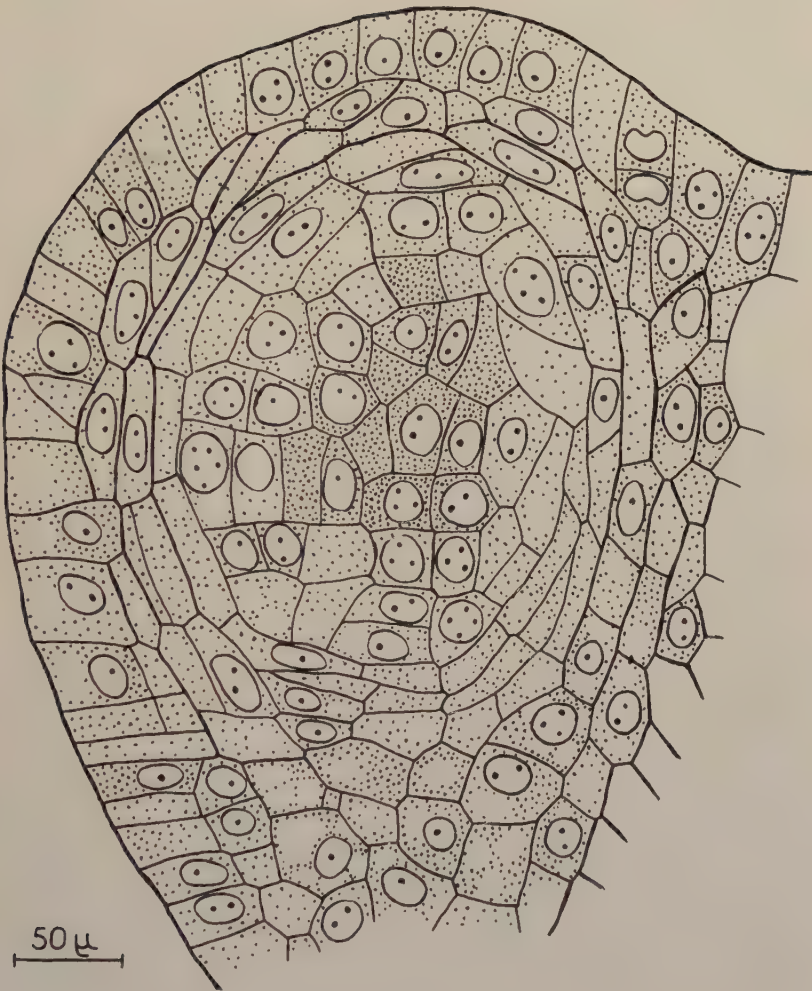


FIGURE 32

Coupe longitudinale d'un sporange à un stade plus âgé que dans la figure 25.

Remarquer, au centre, le groupe de cellules mères des spores reconnaissables à leur cytoplasme très dense.

admettent la formation du complexe sporogène à partir de plusieurs cellules. C'est d'ailleurs mon opinion bien qu'il soit très délicat de préciser le nombre de ces cellules. Ces dernières se multiplient et constituent un ensemble dont les éléments souvent isodiamétriques ont un contenu cytoplasmatique dense et un gros noyau sphérique. Le rapport N/P est assez élevé. Les cellules mères du complexe sporogène n'évoluent pas toutes de la même façon. Alors que les cellules situées au cœur des loges sporangifères restent très riches en cytoplasme, celles de la périphérie se vacuolisent. Elles continuent cependant à se diviser : des figures mitotiques y sont, en effet, fréquemment observées. Comme le montre la figure 32, ces cellules périphériques du complexe sporogène sont souvent sériées et légèrement aplaties de sorte que, comme l'avait déjà signalé BOWER, il est quelquefois difficile à un stade précoce de distinguer nettement ces cellules des cellules aplaties de la paroi sporangiale.

Très rapidement cependant, les premières se distinguent par l'abondance de leurs plastes et l'épaisseur de leur paroi. Au contraire, les cellules vacuolisées possèdent une paroi extrêmement mince de sorte que les préparations présentent couramment une déchirure au contact des deux sortes de cellules. Si ce sont tout d'abord les cellules les plus externes du complexe sporogène qui se vacuolisent, par la suite certaines des cellules centrales subissent le même sort. Ainsi les vues de STRASBURGER (1873), GOEBEL (1881) et BOWER (1903) se trouvent confirmées. BIERHORST (1956) n'admet pas ces faits et pense que seules les cellules externes se désintègrent. Il donne comme argument que, dans une coupe transversale de sporange, les cellules à cytoplasme dense ne forment qu'une seule masse. Je suis en accord avec cet auteur lorsqu'il s'agit d'un stade précoce mais des exemplaires plus âgés montrent, au contraire, non pas une masse unique de cellules à cytoplasme dense, mais des cellules très vacuolisées, dispersées parmi ces dernières. Le fait que l'on trouve au centre des loges toutes les transitions entre les cellules très vacuolisées et celles qui ne le sont pas, semble bien indiquer que les premières proviennent de la transformation des secondes. Peu à peu d'ailleurs il n'y a plus que deux sortes de cellules :

— des cellules très fortement vacuolisées aux parois

extrêmement minces, de sorte que, dans de nombreuses préparations, ces cellules sont souvent séparées les unes des autres car leur membrane s'est déchirée ;

- éparpillés parmi celles-ci des groupes de cellules beaucoup plus petites, très riches en cytoplasme et en multiplication active : ce sont les cellules mères des spores (planche X b).

Les grosses cellules fortement vacuolisées se désintègrent, perdront leur paroi et formeront ainsi un syncytium dans lequel se développeront les cellules mères des spores et les spores elles-mêmes. Très souvent, les noyaux de ce tissu nourricier prennent des formes très variées, sphériques, lenticulaires, rubannées ou en virgule.

Les cellules mères des spores continuent à se diviser activement : au cours des mitoses on remarque la persistance des nucléoles. Cette caractéristique avait déjà été signalée par KARSTEN (1893) qui pensait même que ces nucléoles jouent le rôle de centrosome. Il est évident que certaines préparations pourraient laisser croire à un rôle cinétique des nucléoles. Il faut cependant remarquer que les noyaux du *Psilotum* possèdent un nombre de nucléoles assez élevé allant de 5 à 8 et que, pendant la mitose, tous ces nucléoles persistent. La plaque équatoriale et le fuseau occupent une place prépondérante dans l'ensemble de la cellule et il y a donc plus de chances qu'un nucléole se trouve à proximité de l'extrémité du fuseau que dans le reste de la cellule. Il est improbable que les nucléoles jouent un rôle cinétique car très souvent les extrémités fusoriales en sont dépourvues ou, lorsqu'il semble s'y trouver un nucléole, une observation attentive permet de constater qu'il est près de l'extrémité fusoriale et non à l'extrémité même (planche X b).

Un autre problème est celui du devenir de ces nucléoles. Se désintègrent-ils dans le cytoplasme ou certains d'entre eux sont-ils incorporés dans les noyaux fils ? A la télophase, les noyaux présentent une forme bien spéciale : la partie nucléaire située du côté de la membrane paraît invaginée dans le reste du noyau. Or, quelquefois, un nucléole persiste dans cette invagination. Il semble cependant que cela soit un cas exceptionnel, qu'il s'agisse d'un nucléole qui se soit

trouvé là par hasard et qui doit par la suite être expulsé. En effet, dans la majorité des cas, on n'observe rien de semblable bien que, dans le cytoplasme, les nucléoles soient encore très chromophiles. Dans des cas favorables 3 et 4 nucléoles ont pu être dénombrés dans le cytoplasme de la cellule fille. Les premiers nucléoles perceptibles dans les noyaux fils sont au début très peu chromophiles et n'apparaissent pas forcément près de l'invagination. Il n'y a donc probablement pas transmission de nucléoles d'un noyau à ses noyaux fils. Les cellules mères des spores, après avoir subi de nombreuses divisions, sont prêtes pour la méiose.

C. — MÉIOSE ET DÉVELOPPEMENT DES SPORES

1^o MÉIOSE.

Les stades préméiotiques et la prophase méiotique ont été décrits en détail par HIRAOKA (1941).

Les cellules mères sont groupées en amas dont le nombre varie avec le stade considéré. HIRAOKA donne des chiffres précis avec lesquels nous sommes en accord :

stade préméiotique ..	groupe de 8 cellules,
stade leptotène.....	groupe de 4 cellules,
stade pachytène	groupe de 2 cellules,
stade diplotène.....	groupe de 2 cellules ou cellules isolées,
stade diacinèse	cellules isolées.

Dans un synange, les divisions nucléaires sont généralement au même stade dans les trois loges. Cependant, les cellules mères en diacinèse, stade de courte durée, coexistent assez souvent avec des cellules mères au stade pachytène et diplotène. Dans le déroulement de la méiose, divisions réductionnelle et équationnelle seront examinées séparément. Dans chaque partie, seuls seront envisagés les caractères un peu particuliers comme l'évolution des nucléoles, le stade bouquet et les différentes répartitions des grains d'amidon.

Division réductionnelle

Les nucléoles, encore très nombreux jusqu'au stade pré-méiotique, commencent à se fusionner (planche XI a). La fusion s'achève au stade pachytène et l'unique nucléole qui en résulte est alors de grande taille (planche XI b). Ce fait a déjà été observé dans *Tradescantia* par HIRAOKA. Contrairement à ce qui a déjà été signalé lors de la mitose somatique, la fin de la méiose s'effectue avec disparition du nucléole à la diacinèse.

Les différents stades de la méiose, principalement les stades leptotène et pachytène, présentent l'état bouquet caractérisé par une orientation des chromosomes à partir d'une région du noyau, ce qui est assez rare chez les plantes supérieures. Comme HIRAOKA l'a noté, généralement la partie basale du bouquet se trouve du côté où les cellules sont en contact. Contrairement à d'autres plantes (*Tradescantia reflexa* par exemple), il n'y a dans *Psilotum* aucune relation entre la position des nucléoles et la base du bouquet. HIRAOKA a montré, par diverses expériences, notamment par des plasmolyses, que la membrane nucléaire à la base du bouquet est physiquement plus perméable que les autres parties de la membrane. DANGEARD (1947) pense que cet état bouquet facilite le synapsis ou l'appariement des chromosomes. Le même auteur a signalé « qu'entre le leptonema et le pachynema le noyau se montre très sensible aux causes d'altération qui peuvent agir sur lui et que les boucles chromosomiques dont le noyau est rempli s'effondrent facilement d'un côté, formant une sorte de grumeau constitué par des filaments très tassés ». Cet aspect est désigné sous le terme de zynizesis ou première contraction. DANGEARD pense que cette structure est en réalité un artefact. Je ne l'ai, en effet, retrouvée que dans les préparations incluses. C'est pour éviter cet inconvénient que j'ai toujours travaillé, parallèlement aux préparations fixées, sur des dissociations de cellules mères des spores colorées au carmin acétique.

Les grains d'amidon dispersés uniformément dans tout le cytoplasme sont d'autant plus gros et abondants que l'on se rapproche du stade pachytène.

Nous pouvons donc résumer l'évolution des cellules mères des spores à la prophase méiotique de la façon suivante :

- Stade leptotène : groupe de 4 à 8 cellules. Etat bouquet : nombreux nucléoles qui commencent à fusionner, grains d'amidon.
- Stade zygotène : peu de différence avec le précédent ; toujours stade bouquet ; fusion plus avancée des nucléoles ; augmentation de nombre et de taille des grains d'amidon.
- Stade pachytène : groupe de 2 à 4 cellules. Un seul gros nucléole ; cytoplasme très riche en grains d'amidon.
- Stade diplotène : cellules isolées ou groupées par 2.

A la métaphase, l'amidon se répartit en deux plages diamétralement opposées et parallèles à la plage équatoriale. Dès la fin de la métaphase, chaque plage se transforme en un anneau qui émigre vers la plage équatoriale. A ce niveau, se trouvent donc deux anneaux très proches l'un de l'autre. La planche XII a montré deux cellules mères des spores après la première division méiotique. La préparation en question est une dissociation colorée au phénol iodé de façon à bien mettre en évidence l'amidon. Les deux anneaux sont vus de profil et apparaissent donc sous forme de deux bandes parallèles. Sur la planche XII b, les deux anneaux, vus obliquement, sont très nets. Les deux noyaux fils, initialement sphériques, deviennent lenticulaires. Ces noyaux aplatis, d'abord parallèles, se disposent par la suite perpendiculairement l'un à l'autre. A gauche de la photographie « a », planche XIII, d'une préparation colorée au carmin acétique, se trouvent quatre cellules mères des spores après la première division méiotique, mais à des stades différents. Dans la cellule la plus à gauche, le noyau est en fin de télophase : à sa droite, en haut, les deux noyaux fils déjà elliptiques sont parallèles. Dans la troisième cellule située au-dessus de la précédente, ils sont obliques et, dans la quatrième qui est sous les trois autres, ils sont perpendiculaires.

C'est alors que survient la deuxième division méiotique, qui ne diffère des divisions somatiques que par l'absence de nucléole. Les divisions méiotiques présentent assez souvent une anomalie qui consiste en un retard dans l'ascension polaire

anaphasique de certains chromosomes (planche XIII a). Lorsque les noyaux fils sont formés, on trouve dans le cytoplasme de la cellule mère des corpuscules qui se colorent en vert après traitement au vert de méthyle-pyronine et qui sont Feulgen positifs (planche XIII b). Il s'agit donc de chromatine dont il faut rechercher l'origine dans les chromosomes qui n'ont pas rejoint les noyaux fils. De tels corpuscules peuvent persister jusque dans les spores. Ce phénomène n'a jamais été signalé ; il serait cependant intéressant de savoir s'il se retrouve dans les plants de *Psilotum* poussant dans leur pays d'origine.

Comme les noyaux formés après la division réductionnelle sont perpendiculaires, il est évident que les plaques équatoriales de la division équationnelle le sont aussi (planche XIV b). Cette deuxième division aboutit à la formation de quatre noyaux sphériques beaucoup plus petits que le noyau de la cellule mère dont ils proviennent. Ils ne sont évidemment pas dans le même plan à l'origine puisque les axes des deux mitoses équationnelles ne le sont pas. Par la suite, cependant, ils se retrouvent dans un même plan.

Il y a donc soit, translation des quatre noyaux jusqu'à un plan passant par le centre de la cellule, soit rotation. Là encore, deux possibilités : ou bien les deux couples de noyaux pivotent en sens contraire de $22^{\circ}5$ autour de leur axe, ou bien seuls deux noyaux subissent une rotation de 45° . Le dernier cas paraît bien peu probable et il faudrait admettre que les deux couples de noyaux n'auraient pas les mêmes potentialités. Seules les deux premières possibilités sont envisagées sur le schéma figure 33. Dans le cas de translation, le plan contenant les quatre noyaux fils correspondrait au plan de la plaque équatoriale de la première métaphase méiotique. Dans le cas de rotation les noyaux se trouvent dans un plan perpendiculaire au plan de cette plaque. La question semblait assez délicate à trancher, du moins d'après des observations sur coupes. Aussi avons-nous travaillé sur du matériel coloré dans du carmin acétique et monté entre lame et lamelle dans une solution acétique à 45 %. Le milieu de montage était souvent abondant de façon à ce que la moindre pression sur la lamelle provoque le mouvement des

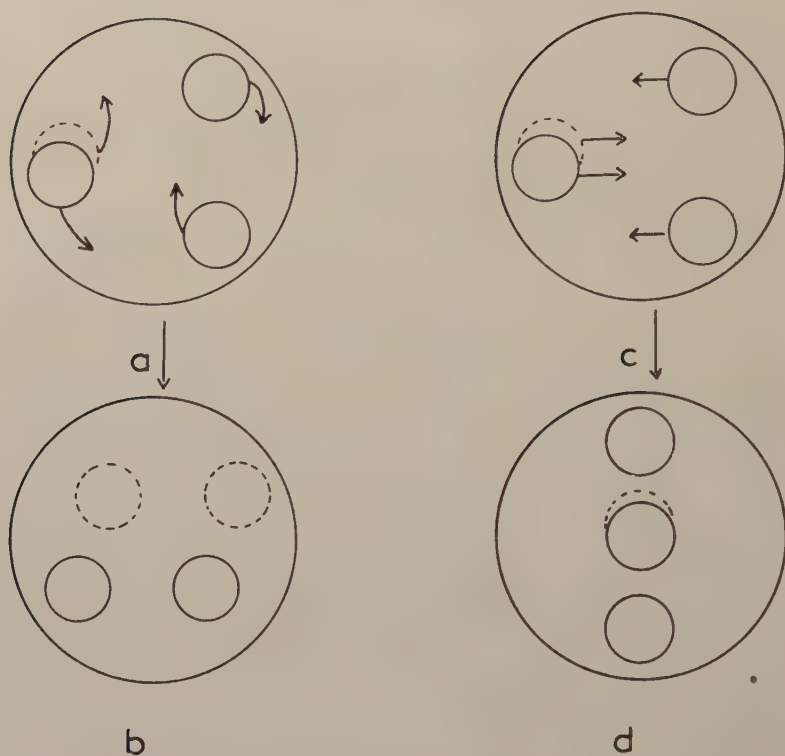


FIGURE 33

a et c) Schémas d'une cellule mère de spores avec les quatre noyaux fils situés deux à deux dans deux plans perpendiculaires.

b) Même cellule après rotation de chaque couple de noyaux de 45° mais en sens contraire.

d) Même cellule après translation de chaque couple de noyaux.

cellules. Ainsi deux observations permettent d'affirmer qu'il y a rotation et non translation :

1° Certaines préparations montrent que la droite reliant deux noyaux fait un angle aigu avec celle qui relie les deux autres noyaux. S'il n'y avait pas rotation, ces deux droites seraient toujours à angle droit.

2° S'il y avait translation, le plan contenant les quatre noyaux fils correspondrait au plan contenant le double cercle de grains d'amidon, ce qui paraît peu probable pour raisons de place et n'a effectivement jamais été observé.

Le mouvement des noyaux est d'ailleurs accompagné d'une nouvelle répartition des grains d'amidon qui transforme le double cercle d'amidon en quatre plages séparant les quatre noyaux fils les uns des autres. Plusieurs préparations ont montré que cette transformation débute par une torsion en huit du double anneau d'amidon. La figure 34 a représente une tétrade dont les quatre noyaux fils sont séparés les uns des autres par une double rangée de grains d'amidon. A ce stade, il n'y a toujours pas de cloisons : le cloisonnement qui sépare les spores est en effet simultané.

Les tétrades ainsi formées sont dispersées dans un syncytium riche en plastes dans lesquels le microscope à fluorescence révèle la présence de chlorophylle. De nombreux grains d'amidon sont mis en évidence par un traitement au phénol iodé.

2° EVOLUTION DES SPORES.

Ce sujet a déjà fait l'objet d'une publication antérieure (DAVID 1956) et on ne rappellera ici que l'essentiel des résultats.

Au début de leur formation, les quatre jeunes spores constituent un ensemble cellulaire sphérique. Elles sont disposées comme les tranches d'une orange (fig. 34 b et c). Un peu plus tard, bien que toujours contiguës latéralement, elles commencent à se séparer les unes des autres dans la région axiale (fig. 34 d). A ce moment, le noyau elliptique possède un ou deux nucléoles et le cytoplasme contient de

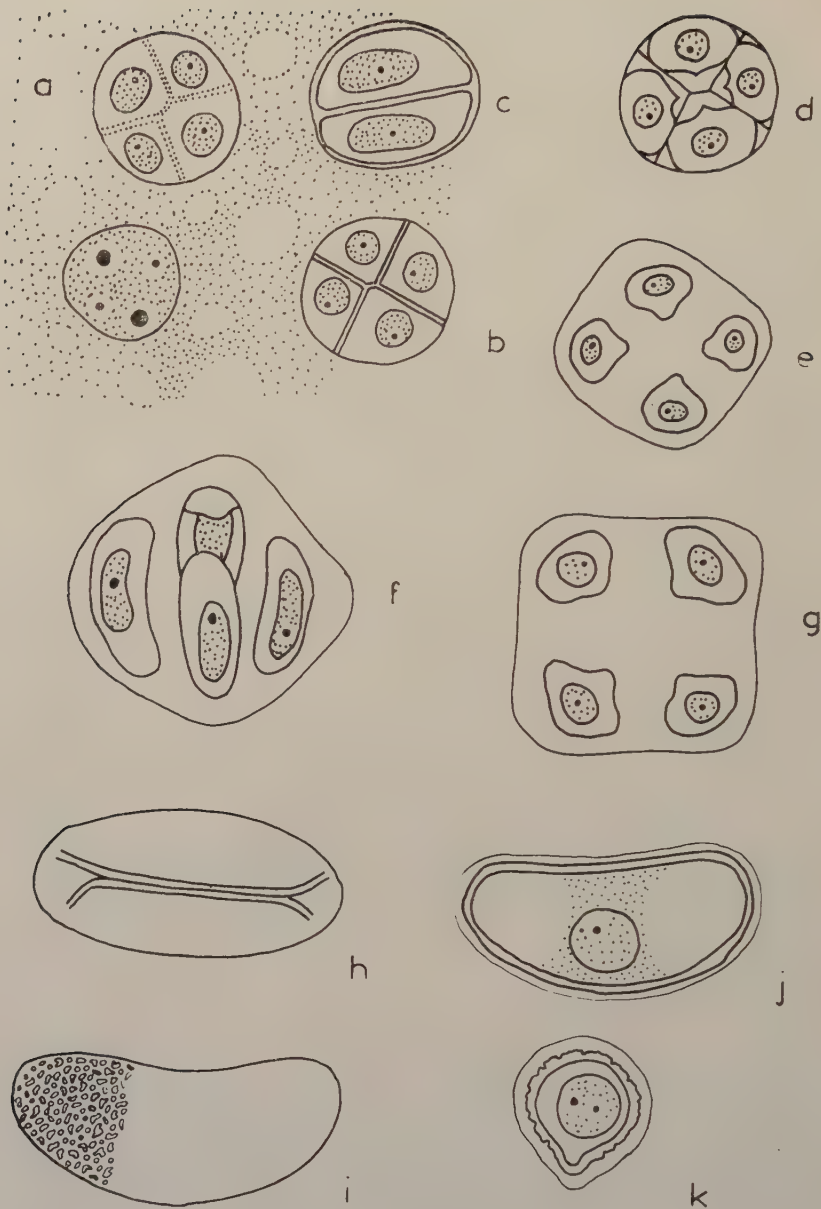


FIGURE 34

- a) Jeune tétrade vue de face : les cloisons ne sont pas encore formées.
 b et c) Tétrades plus âgées vues de face (b) et de profil (c), après formation des cloisons.
 d) Les jeunes spores s'écartent les unes des autres.
 e) f) g) Jeunes spores dans leur capsule mucilagineuse (e et g sont vus de face mais g est plus âgé que e, f correspond à g mais vu de profil).
 h) Spore mûre avec la fente germinative.
 i) Spore. vue de profil montrant la réticulation de la membrane interne.
 j) Coupe optique d'une spore mûre. — k) Spore mûre vue en coupe transversale.

très fins grains d'amidon (planche XV, fig. a). Parfois on observe un ou plusieurs corpuscules qui proviennent d'une expulsion anormale de chromatine lors de la méiose.

A un stade ultérieur, les spores, dont la taille a augmenté, sont entourées d'une épaisse enveloppe mucilagineuse (fig. 34 e, f, g). Le fait que la coque prenne les colorants basiques (bleu de méthylène, rouge de ruthénium) et que l'oxalate d'ammonium la dissolve, laisse supposer qu'elle est constituée de composés pectiques.

Peu à peu, la capsule mucilagineuse se désintègre et libère les quatre spores.

La spore mûre, d'aspect réniforme, mesure de 65 à 70 μ de long sur 25 à 30 μ de large. La partie concave présente un pli germinatif qui s'étend sur presque toute la longueur et qui est bordé de chaque côté par un bourrelet (fig. 34 h). La paroi de la spore est constituée de deux membranes :

- une membrane externe fine (fig. 34 k), colorable par le rouge de ruthénium et dissoute par l'oxalate d'ammonium. On retrouve les propriétés de la coque mucilagineuse qui entourait la tétrade et il est logique de supposer qu'il s'agit d'un vestige de cette coque ;

- une membrane interne très épaisse, réticulée et cutinisée (fig. 34 i). Pour colorer cette membrane, par exemple avec le Soudan III, il faut faire subir à la spore un léger écrasement entre lame et lamelle, destiné à rompre la membrane externe car celle-ci est imperméable aux colorants. Le processus de cutinisation de l'enveloppe interne commence très tôt, avant la maturité complète de la spore, alors qu'aucune ornementation n'est encore visible.

La structure interne n'est pas la même pour toutes les spores. Quelques-unes conservent des grains d'amidon de grande taille qui masquent souvent le noyau.

En majorité, au contraire, les spores mûres sont exemptes d'amidon et le noyau, qui est devenu sphérique, est entouré de cytoplasme. A chaque extrémité on observe des parties réfringentes qui, après écrasement de la spore, se colorent par le Soudan III. Ces inclusions seraient donc des réserves lipidiques (fig. 34 j). Nous ignorons totalement la signification de cette hétérosporie.

En plus des deux principales catégories de spores décrites ci-dessus, on observe une petite proportion d'anomalies que l'on peut rattacher à deux types principaux. Dans un premier cas, à la suite probablement d'un arrêt du développement, les spores restent groupées dans leur coque mucilagineuse ou bien, si elles s'en libèrent, demeurent petites et flétries. Dans le second cas, la forme générale est tétraédrique au lieu de réniforme. Cette morphologie anormale pourrait être due à l'absence de rotation des noyaux dans la tétrade.

DISCUSSION SUR LES RAPPORTS ENTRE *P. TRIQUETUM* ET LES PLANTES ACTUELLES ET FOSSILES

L'étude précédente montre que *P. triquetrum* possède un ensemble de caractères d'apparence archaïque tels que similitude du gamétophyte et de la partie souterraine du jeune sporophyte, absence de racine, protostélie, etc. Tous ces caractères se retrouvent dans le genre *Tmesipteris* qui constitue avec *Psilotum* l'ordre des Psilotales. Les différences entre ces deux genres portent essentiellement sur les points suivants : chez *Tmesipteris* la partie aérienne est habituellement non ramifiée, les feuilles sont plus développées que chez *Psilotum* et sont vascularisées, enfin le xylème est mésarche au lieu d'être exarche comme chez *Psilotum*. *Psilotum flaccidum* présente des caractères intermédiaires entre *P. triquetrum* et *Tmesipteris* avec la présence occasionnelle de traces foliaires. Miss SYKES (1908) pense que la structure mésarche dans *Tmesipteris* et exarche dans *Psilotum* peuvent s'expliquer par la différence de taille foliaire entre les deux genres.

Si la parenté des *Psilotum* avec les *Tmesipteris* est incontestable, il n'en est pas de même des affinités entre ces deux genres et les autres plantes actuelles et fossiles. Le problème de ces parentés possibles a suscité de tout temps une abondante littérature. On peut cependant très nettement distinguer deux périodes : l'une antérieure, l'autre postérieure aux travaux de KIDSTON et LANG (1916-1920) sur les Psilophytales.

Avant la connaissance de ces fossiles du Siluro-Dévonien, les rapprochements les plus divers ont été faits entre

Psilotum et diverses plantes actuelles ou fossiles. Pendant très longtemps, les auteurs se basèrent sur les affinités reconnues entre les Psilotaceae et les Lycopodiaceae pour inclure les deux groupes dans la même classe. Dans les deux groupes on retrouve, il est vrai, une ramification d'allure dichotomique, des microphylls et des protostèles exarches. De nombreux foliaristes, dont BOWER, ont également rapproché les sporophylles de *Psilotum* et de *Lycopodium* : dans les deux genres les sporanges sont insérés sur les feuilles. ZIMMERMAN (1926), dans un tableau récapitulatif, note de nombreuses ressemblances entre *Psilotum* et les Ophioglossales. D'autres comparaisons furent faites notamment par SCOTT (1897), THOMAS (1902), BOWER et FORD, entre les Psilotaceae et les Sphénophyllales. Ces auteurs ont comparé, non seulement l'appareil sporangial, mais encore la disposition du bois que l'on retrouve dans les tiges de *Sphenophyllum* et les extrémités triquètres de *Psilotum*. La découverte par BOODLE de trachéides « secondaires » était un argument apte à renforcer cette thèse ; cependant le bois centrifuge des Sphenophyllales n'a pas du tout la même allure et sa sériation est bien plus remarquable que celle des trachéides secondaires de BOODLE. D'ailleurs, les feuilles des Sphénophyllales sont verticillées.

Après les travaux de KIDSTON et LANG sur les Rhyniales, les Psilophytales et les Astéroxylales, les rapprochements se précisent et, sans rejeter les ressemblances énumérées ci-dessus, les paléobotanistes insistent sur les liens de parenté qui existent entre les *Psilotaceae* et les plantes vasculaires fossiles nouvellement connues. Il est incontestable que l'on retrouve dans tous ces groupes divers caractères remarquables comme dichotomie du rhizome et parfois de la tige, absence de racines et protostélie. Si l'on compare *Psilotum* aux différents représentants de ces groupes, il semble que ce soit le genre *Asteroxylon* qui présente le plus de caractères communs avec lui. On retrouve, en effet, dans les deux genres, une protostèle dans le rhizome et une actinostèle dans la tige. les différences essentielles résident dans le fait que *Asteroxylon* possédait des feuilles vascularisées et un bois composé exclusivement de trachéides annelées et spiralées. Or, la présence de feuilles vascularisées se retrouve chez

Tmesipteris et l'absence de vascularisation des feuilles de *P. triquetrum* peut être liée à leur petite taille. Reste donc l'absence de trachéides scalariformes, qui se retrouve d'ailleurs dans tous les groupes fossiles du Siluro-Dévonien. Des tubes criblés n'ont pas été signalés, soit qu'ils aient échappé, soit que vraiment ils n'existent pas. Il n'est pas surprenant que *Psilotum*, tout en ayant conservé de nombreux caractères ancestraux, ait cependant subi sa propre évolution qui a porté notamment sur le bois, le liber, ainsi que sur l'appareil reproducteur.

Les Psilotales pourraient donc être considérées comme des plantes dérivées directement des Psilophytinées fossiles et qui présenteraient un ensemble de caractères ancestraux et de caractères évolués. Hélas ! l'incertitude planera tant que les intermédiaires fossiles ne seront pas découverts.

CONCLUSION

Bien que des publications anciennes aient déjà porté sur la morphologie et l'anatomie de *P. triquetrum*, ce travail montre que, même dans ce domaine qu'on aurait pu croire parfaitement exploré, des précisions et des éléments nouveaux ont pu être apportés. Ces derniers seront résumés ci-dessous :

— La répartition des carènes lors des ramifications n'avait jamais été observée. Cette répartition est généralement égale lorsque les carènes sont en nombre pair. Dans le cas contraire, cette répartition est soit inégale, soit égale après scission d'une des carènes de la tige mère. Les branches filles ont un nombre de carènes égal ou très légèrement inférieur à celui de la branche mère par suite de la formation de nouvelles carènes.

— La phyllotaxie n'avait été étudiée jusqu'à présent qu'en fonction de la théorie de la spire génératrice de SCHIMPER et les auteurs anciens ont seulement signalé que la spire n'était régulière que sur les tiges triquètres où l'angle de divergence est de $1/3$. J'ai montré que sur les parties basales des tiges aériennes, cette spire ne pouvait être suivie qu'en faisant appel à la métatopie et que sur les tiges dont le nombre de carènes est pair, l'angle de divergence varie rythmiquement. J'ai donc cherché à appliquer la théorie des hélices multiples de PLANTEFOL. Plusieurs hélices peuvent effectivement avoir une signification physiologique mais le choix n'a pas pu être fait entre certaines hélices obliques et les orthostiques.

— Tige et rhizome ont une structure monostélisque et présentent un endoderme typique à cadres lignifiés. Le

rhizome possède une protostèle et la tige soit une protostèle (parties terminales de très faible diamètre), soit plus couramment une actinostèle exarche (parties terminales de diamètre courant) ou une siphonostèle exarche dès que la tige a un diamètre suffisant. Le phloème entoure toujours le xylème.

— Les travaux antérieurs n'ont que très peu mentionné l'existence de véritables tubes criblés dans le phloème de *P. triquelrum*. Or ceux-ci existent. Ils se distinguent des cellules voisines par leurs cribles mais également par leur paroi plus épaisse, plus réfringente, par la présence constante de corpuscules sphériques dans leur contenu et par l'absence de noyaux. Les cribles des parois transversales sont beaucoup plus petits que ceux des parois longitudinales. La différenciation de ces tubes criblés a été décrite.

— Le xylème a fait également l'objet d'une étude approfondie. Il est constitué de trachéides parfaitement lignifiées qui donnent une réaction de Maule négative. La trachéide scalariforme est la plus courante.

Dans la tige aérienne, l'ornementation des trachéides est très variée, allant de l'ornementation annelée et spiralée à l'ornementation ponctuée. Parmi ces dernières existent des trachéides qui rappellent étrangement les trachéides aréolées de Gymnospermes, bien qu'elles n'aient pas de torus. De nombreuses trachéides présentent des ornements intermédiaires soit entre les ornements spiralée et scalariforme, soit entre les ornements scalariforme et ponctuée.

Dans le rhizome l'ornementation est beaucoup plus homogène. Seules existent les trachéides scalariformes et ponctuées-scalariformes avec toutes les transitions.

— Dans la tige aérienne, les pôles ligneux sont constitués de trachéides annelées et spiralées et on note un accroissement graduel du diamètre des trachéides, de l'extérieur vers l'intérieur.

Dans le rhizome, au contraire, les éléments du xylème forment deux groupes distincts : un groupe axial homogène de trachéides scalariformes qui existent seules dans les jeunes rhizomes et une couronne, continue ou non, de trachéides

scalariformes ou ponctuées-scalariformes, qui se forment beaucoup plus tard dans les rhizomes âgés. Ces dernières se distinguent des trachéides axiales par leur diamètre et leur longueur plus importants.

Dans la partie intermédiaire s'effectue le passage de la structure trouvée dans le rhizome à la structure de la tige aérienne. Ce travail a montré que ce passage se fait par un accroissement diamétral du cylindre central et par l'apparition de pointements ligneux constitués de trachéides annelées et spirales.

— Les apex des tiges et des rhizomes possèdent une apicale tétraédrique typique. Il a été impossible de préciser si, lors des ramifications, cette apicale se divisait en deux pour donner deux apicales filles, ou bien si une deuxième apicale prenait naissance à partir d'une des toutes premières dérivées de l'apicale mère.

— Le procambium se forme directement à partir des dérivées de l'apicale, dans les rhizomes et les tiges de faible diamètre. Dans les grosses tiges, entre le procambium et l'apicale, s'intercale une importante zone méristématique.

— L'appareil sporifère est formé d'un synange triloculaire porté par une feuille bifide. Les développements des feuilles fertile et stérile montrent de grandes ressemblances. La première ébauche sporangiale est placée de telle sorte qu'il est difficile de se prononcer entre une position terminale ou subterminale. L'intérêt essentiel est d'ailleurs de montrer que, dès que l'appareil sporangifère est reconnaissable, c'est déjà un ensemble complexe avec ébauche de sporange et de feuille. Très rapidement, par suite de la croissance du côté abaxial de la feuille, le sporange devient ventral.

— De nombreux auteurs ont affirmé ou nié la présence d'une apicale au sommet du sporange. Cette cellule existe ; cependant elle ne se divise pas parallèlement à ses faces latérales comme le ferait une apicale tétraédrique de tige. La première division serait au contraire péricline. Ensuite, par des séries de divisions alternativement anticlines et périclines, elle donne naissance à la partie axiale et supérieure commune aux trois cloisons.

— De nombreuses précisions ont été apportées sur la sporogénèse, notamment sur le devenir des nucléoles et la répartition de l'amidon. Les nucléoles, assez nombreux au stade leptotène, se fusionnent en un gros nucléole au stade zygotène. Ce nucléole disparaît à la métaphase méiotique. Les cellules mères des spores contiennent de nombreux grains d'amidon qui se répartissent à la diacinèse en deux plaques diamétralement opposées, puis, à la fin de la division réductionnelle, en deux anneaux situés entre les deux noyaux fils. Ces derniers s'aplatissent et se montrent parallèles, puis se disposent perpendiculairement l'un à l'autre. En conséquence, les quatre noyaux fils seront disposés deux à deux dans deux plans perpendiculaires. Une rotation les amènera à nouveau dans le même plan.

— La structure des spores était jusqu'à présent peu connue : elle a été précisée dans ce travail. Les quatre spores réniformes, parallèles les unes aux autres, sont situées dans une coque de nature mucilagineuse. La désintégration de cette coque sera suivie de la dispersion des quatre spores. Ces spores ont deux membranes : une interne épaisse et réticulée, cutinisée, une externe pectique.

On sait que chacun des trois sporanges du synange s'ouvre par une fente longitudinale ; le mécanisme d'ouverture de cette fente n'avait pratiquement pas été étudié. J'ai montré que la déhiscence est en étroite relation avec une disposition particulière des cellules de la paroi sporangiale.

Les liens de parenté entre *P. triquetrum* et *Asteroxylon* ont été à nouveau précisés.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBER (H. N.), 1957. — Polyploïdie in the Psilotales. *Proc. linn. Soc. New S. Wales*, **82** : 201-208.
- BERNATSKY (J.), 1899. — Beiträge zur Kenntniss der endotrophen Mykorrhizen. *Természetráji Füzetek*, Budapest, **22** : 88-110.
- BERTRAND (C.-E.), 1881. — Recherches sur les Tmésiptéridées. *Archives botaniques du Nord de la France*, Lille, **1** : 252-595.
- BERTRAND (C.-E.), 1883 a. — Sur la morphologie des rameaux souterrains de la griffe des *Psilotum* adultes. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **96** : 279-282.
- BERTRAND (C.-E.), 1883 b. — Sur la structure des branches simples souterraines des *Psilotum* adultes. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **96** : 518-520.
- BERTRAND (C.-E.), 1883 c. — Sur la structure des cladodes souterrains des *Psilotum* adultes. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **96** : 731-734.
- BERTRAND (C.-E.), 1883 d. — Note sur la nature morphologique des rameaux aériens des *Psilotum* adultes. *Bull. Soc. Bot. France*, **30** : 97-100.
- BIERHORST (D. W.), 1953. — Structure and development of the gametophyte of *Psilotum nudum*. *Amer. J. Bot.*, **40** : n° 9, 649-658.
- BIERHORST (D. W.), 1954 a. — The gametangia and embryo of *Psilotum*. *Amer. J. Bot.*, **41** : n° 3, 274-281.
- BIERHORST (D. W.), 1954 b. — The origin of branching in the aerial shoot of *Psilotum nudum*. *Virginia J. Sci.*, **5** : 72-78.
- BIERHORST (D. W.), 1954 c. — The subterranean sporophytic axes of *Psilotum nudum*. *Amer. J. Bot.*, **41** : 732-739.
- BIERHORST (D. W.), 1955. — A note on spore germination in *Psilotum nudum*. *Virginia Journ. Sc.*, **6** : 96.
- BIERHORST (D. W.), 1956. — Observations on the aerial appendages in the Psilotaceae. *Phytomorphology India*, **6** : n° 2, 176-184.
- BOODLE (L. A.), 1904. — Secondary tracheids in *Psilotum*. *New Phytologist*, 48-49.

- BOODLE (L. A.), 1904 b. — On the occurrence of secondary xylem in *Psilotum*. *Annals of Botany*, **18** : 504-517.
- BOULLARD (B.), 1958. — La mycotrophie chez les Ptéridophytes. Sa fréquence, ses caractères, sa signification. *Thèse Doct. Sci. nat. Caen*, Impr. Brouillard, Bordeaux, 185 p.
- BOUREAU (E.), 1954. — Anatomie végétale, t. 1. *Presses universitaires de France*, 230 p.
- BOWER (F. O.), 1894. — Studies in the morphology of the spore-producing Members. Equisetineae and Lycopodineae. *Phil. Trans. Roy. Soc., London*, **185** : 473-572.
- BOWER (F. O.), 1903. — Studies in the morphology of spore-producing members. General comparisons and conclusion. *Phil. Trans. Roy. Soc., London*, series B, vol. 196, 191-257.
- BOWER (F. O.), 1921. — Size, a neglected factor in stelar morphology. *Proc. Roy. Soc. Edin.*, **41** : 1-25.
- BOWER (F. O.), 1923. — The relation of size to the elaboration of form and structure of the vascular tracts in primitive plants. *Proc. Roy. Soc. Edin.*, **43** : 117-126.
- BUGNON (P.), 1925. — Origine, évolution et valeur des concepts de protoxylème et de métaxylème. *Soc. Linn. de Normandie*, bull. sér. 7, 7, 123-151.
- BURGEFF (H.), 1948. — Mycorrhiza. In *Manual of Pteridology*. Verdoorn édit., La Haye, chap. V, 159-191.
- CAMEFORT (H.), 1956. — Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques Gymnospermes. *Thèse Paris*, Masson et C^{ie}, édit., Paris, 185 p.
- CHADEFAUD, 1941. — L'existence d'un cordon vasculaire dans le prothalle des *Psilotum* et son importance du point de vue phylétique. *Rev. scientifique*, 584-586.
- CHAUVEAUD (G.), 1911. — L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Annales Sc. nat. Botanique*, 2^e série, **13** : 113-436.
- DANGEARD (P.-A.), 1890. — Note sur les mycorrhizes endotrophiques. *Le Botaniste*, **2** : 223-230.
- DANGEARD (P.-A.), 1891. — Mémoire sur la morphologie et l'anatomie des Tmesipteris. *Le Botaniste*, 2^e sér., 163-222.
- DANGEARD (P.), 1947. — Cytologie végétale et Cytologie générale, Paul Lechevalier, édit., Paris-6^e, 603 p.
- DARNELL-SMITH (G. P.), 1917. — The gametophyte of *Psilotum*. *Trans. Roy. Soc. Edin.*, **52** : 79-91.
- DAVID (A.), 1958. — Formation et constitution des spores chez *Psilotum triquetrum* Sw. *Annales Univ. Lyon*, section C, fasc. X, 79-86.

- DAVID (A.), 1961. — Structure et disposition des tubes criblés dans *Psilotum triquetrum* Sw. C. R. séances Acad. Sc., Paris, t. 252, 597-598.
- DELAY, 1941. — Sur le noyau des Lycopodes. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 88 : 458-464.
- DOUIN (R.), 1948. — Sur les tropismes du *Psilotum triquetrum*. C. R. séances Acad. Sc., 226 : 1210-12.
- EAMES (A. J.), 1936. — Morphology of vascular plants, lower groupes. Mc Graw-Hill, New-York, 433 p.
- EAMES (A. J.) et MAC DANIELS, 1947. — Introduction to Plant anatomy. 2^e édition, Mc Graw-Hill, New-York, 396 p.
- CHADEFAUD (M.) et EMBERGER (L.), 1960. — Traité de botanique systématique, t. II, fasc. 1, Masson et C^{ie}, édit., Paris 753 p.
- ESAU (K.), 1943. — Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. *Bot. Rev.*, 9 : 125-206.
- ESAU (K.), 1962. — Plant anatomy. John Wiley and Sons, New York, London, 735 p.
- ESAU, CHEADLE and GIFFORD, 1953. — Comparative structure and possible trends of specialization of the phloem. *Am. Journ. of Botany*, 40 : 10-19.
- FORD (S. O.), 1904. — The anatomy of *Psilotum triquetrum*. *Annals of Botany*, 18 : 589-605.
- FREY-KYSSLING (A.), 1940. — Zur Ontogenie des Xylems in Stengeln mit sekundärem Dickenwachstum. *Dent. Bot. Gesell. Ber.*, 58 : 166-131.
- GOEBEL (F.), 1881. — Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. *Bt. Zeit.*, 39 : 681-720.
- GUSTIN (R.) et SLOOVER (J. DE), 1955. — Recherches sur l'histogénèse des tissus conducteurs. I. Problèmes posés et données acquises. *La Cellule*, 57 : 95-128.
- HAWKES, ALEX (D.) and OTTO DEGEN (G. R.), 1950. — The upright *Psilotum*. *Amer. Fern Jour.*, 40 : 207-210.
- HEGNAUER (R.), 1962. — Chemotaxonomie der Pflanzen. Band 1, t. *Birkhauser Verlag*, Basel und Stuttgart, 517 p.
- HIRAOKA (T.), 1941. — Studies of mitosis and meiosis in comparison. Behavior of chromonemata in the preleptotene stage in meiosis. A contribution to the study of the origin of the « bouquet » and its formation (*Psilotum*). *Cytologia*, 11 (4) : 473-492.
- HIRMER (M.), 1938. Manual of Pteridology. Copyright by Martinus Nijhoff, The Hague, Netherlands, 474-495.

- HOLDEN (A. S.), 1930. — Observations on some wound reactions in the aerial stem of *Psilotum triquetrum*. *Ann. of Bot.*, **44** : 285-296, 12 text-fig.
- HOLLOWAY (J. E.), 1938. — The embryo and gametophyte of *Psilotum triquetrum*. A preliminary note. *Ann. Bot.*, n.s., **2** : 807-809.
- HOLLOWAY (J. E.), 1939. — The gametophyte, embryo and young rhizome of *Psilotum triquetrum* Swarts. *Ann. Bot.*, n.s., **3** : 313-336.
- JURANYI (L.), 1871. — Ueber den Bau und die Entwicklung des Sporangium von *Psilotum triquetrum*. *Sw. Bot. Ztg.*, **29** : 177-180.
- KARSTEN (G.), 1893. — Ueber Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. *Ber. d-deutsch bot. Ges.*, 555-562.
- KIDSTON and LANG. — On Old Red Standstone Plants shewing structure, from the Rhynie Chert Bed, Aberdeenshire.
Part I (1916-17), **51** : 761-784 ;
Part II (1918-19), **52** : 603-627 ;
Part III (1918-19), **52** : 643-680 ;
Part IV **52** : 831-853 ;
Part V (1920-21), **52** : 855-901.
- KICKX (J.-J.), 1880. — Note sur l'organe reproducteur du *Psilotum triquetrum*. *Bull. Acad. Roy. Sc. de Belgique*, Bruxelles, **29**, 2^e série : 17-31.
- LANG (H. W.), 1901. — On a Prothallus provisionally referred to *Psilotum*. *Annals of Botany*, **18** : 571.
- LAWSON (A.), 1916. — The prothallus of *Tmesipteris tannensis*. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, **51** : 775-794.
- LAWSON (A. A.), 1917. — The gametophyte generation of the Psilotaceae. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, **52** : 93-113.
- LEMOIGNE, 1961. — Etudes analytiques et comparées des structures internes des Sigillaires. *Thèse Paris*, Masson et C^{ie}, édit., 111 p.
- MANTON (I.), 1942. — Note sur la cytologie du *Psilotum*. *Ann. Bot.*, **6** : 282-291.
- MANTON (I.), 1950. — Probleme of cytology and evolution in the Pteridophyta. *Cambridge University Press*, 316 p.
- MARSDEN (H. P. F.) and WETMORE (R. H.), 1954. — In vitro culture of the shoot tips of *Psilotum nudum*. *Amer. Journ. Bot.*, **41**, n^o 8 : 640-645.
- MEYER (K.), 1928. Developpement du sporange chez le *Psilotum triquetrum*. *Bull. Soc. Sc. nat. de Moscou*, XXXVII : 52-64.

- MOORE (J. A.) and ANDREWS (H. N. Jr.), 1936. — Transitional pittings in tracheids of *Psilotum*. *Mo. Bot. Gard. Ann.*, **23** : 151-158.
- MOSELY (M. F. Jr.) and ZIMMERLY (B. C.), 1949. — *Psilotum* gametophyte matured under greenhouse conditions from self sown spores. *Science*, **140** : 482.
- NAEGELI (C.), 1858. — Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen etc. *Beitrage zur Wissenschaftlichen. Botanik*, Heft I.
- NAEGELI (C.) und LEITGEB (H.), 1868. — Entstehung und Wachstum der Wurzeln. *Beitrage zur Wissensch. Botanik*, Heft IV, p. 147.
- NINAN (C. A.), 1956 a. — Cytology of *Psilotum nudum* (L. Beauv.) (*P. triquetrum* Sw.). *Cell. Belg.*, **57**, n° 3 : 307-318.
- NINAN (C. A.), 1956 b. — Studies on the cytology and phylogeny of the Pteridophytes. *J. Indian Bot. Soc.*
- OKABE (S.), 1929. — Ueber eine tetraploide Gartenrasse von *Psilotum nudum* Palisot de Beauvois (= *P. triquetrum* Sw.). *Science Reports Tohoku Imp. Univ.*, ser. 4, 373.
- PITOT (A.), 1950. — Sur l'anatomie de *Psilotum triquetrum* Sw. *Ins. franç. d'Afrique noire*, Paris, **12** : 315-334.
- PLANTEFOL (L.), 1947. — Une théorie phyllotaxique nouvelle : hélices foliaires et contiguité. *Revue scientifique*, **1** : 343-356.
- PLANTEFOL (L.), 1946-47. — Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11^e série, 1946, **7** : 15-229 ; **8** : 1-66.
- PORSCH (O.), 1905. — Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena, 196 p.
- PRANTL (K.), 1876. — Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässkryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen. *Verhandl. der physik.-medic. Gesellsch. zu Würzburg*, vol. IX.
- PRITZEL (C.), 1902. — Psilotaceae (Engler Brautl. See Natuill, Pflaunenfaun I). S. 606 p., Leipzig.
- REHFOUS (L.), 1917. — Etude sur les stomates. *Thèse*, Univ. de Genève, Institut de Botanique, 9^e série, VI^e fasc., 110 p.
- ROSEN, 1896. — Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen *Psilotum triquetrum*. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl.* vii, 281.
- ROTH (L.), 1963. — Histogenese und morphologische Deutung der Blätter von *Psilotum nudum*. *Flora, Dtsch*, **153**, n° 1 : 90-111.
- RUSSOW (E.), 1872. — Vergleichende Untersuchungen über die Histologie der Leitbündelkryptogamen. *Mém. Acad. imp. Sc. de St-Petersbourg*, 7^e série, t. XIX, n° 1.

- RUSSOW (E.), 1875. — Betrachtungen über das Leitbündel usw. Dorpat.
- SAHNI (B.), 1923. — On the theoretical significance of certain so called « abnormalities » in the sporangiophores of the Psilotaceae. *J. Indian bot. Soc.*, **3** : 185-191.
- SCHIMPER (K. F.), 1829. — Beschreibung des *Symphytum zeyheri* und seiner zwei deutschen Verwandten der *S. bulbosum* Schimper und *S. tuberosum* Jacq. *Geigers Magazine für Pharmacie*, **28** : 1-49.
- SCHOUTE (J. C.), 1948. — Morphology. In *Manuel of Pteridology*, Verdoorn édit., La Haye, chap. I, 1-104.
- SCOTT (D.H.), 1897. — On the structure and affinities of fossil plants from the paleozoic rocks. I. On *Cheirostrobis*, a new type of fossil cone. *Phil. Trans. Roy. Soc. London Serie B.* **189**.
- SCOTT, 1920. — Studies in fossil botany. 3^e édition, Black, London, 434 p.
- SHIBATA, 1902. — Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, **37** : 642-684.
- SMITH (G. F.) and KERSTEN (H.), 1942. — The relation between xylem thickenings in primary roots of *Vicia faba* seedlings and elongation, as shown by soft x-ray irradiation. *Bull. Torrey, Bot. Club*, **69** : 221-234.
- SOLMS-LAUBACH, 1884. — Der Aufbau des Stockes von *Psilotum triquetrum* und dessen Entwicklung aus der Brutknospe. *Ann. du Jard. Bot. de Ruitenzorg*, **4** : 139-194.
- STILES (W.). 1910. — The structure of the aerial shoot of the *Psilotum flaccidum* Wall. *Ann. Bot.*, **24** : 373-387.
- STRASBURGER (E.), 1873. — Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. *Bot. Zeitg.* **31** : 81-93.
- SUN (C. N.), 1961. — Submicroscopic structure and development of the chloroplasts of *Psilotum triquetrum*. *Am. Jour. Bot.*, **48** (4) : 311-315.
- SYKES (M. G.), 1908. — The anatomy and morphology of *Tmesipteris*. *Ann. Bot.*, **22** : 63-89.
- THAKUR CHANDRANARAYAN SINGH, 1930. — A note on the anatomy of *Psilotum triquetrum* Sw. With on figure in the text. *Annals of Botany*, **44** : 1016.
- THOMAS (A. P. W.), 1902. — The affinity of *Tmesipteris* with the *Sphenophyllales*. *Proc. Roy. Soc.*, **69** : 343.
- TOWERS (G. H. N.), GIBBS (R. D.), 1953. — Lignin chemistry and the taxonomy of higher plants. *Nature G. B.*, **172** : 25.
- TROLL (W.), 1937. — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin (Bornträger), **1**, 170 p.

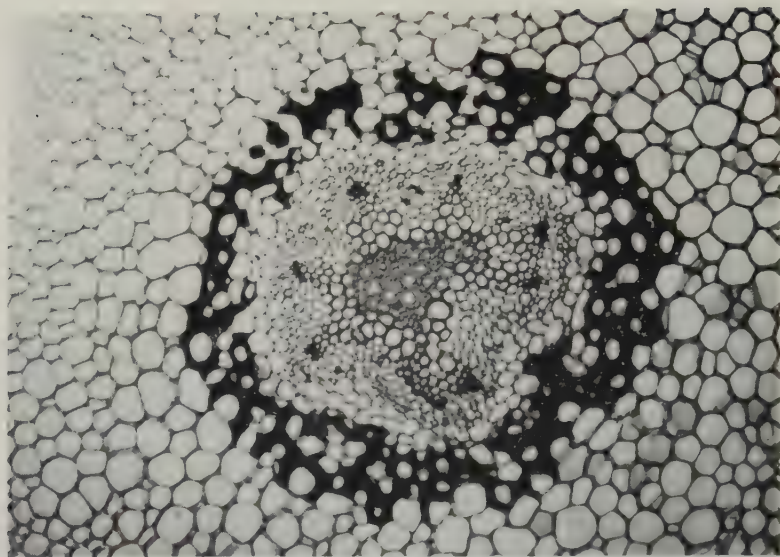
- VETTER (L.), 1951. — Untersuchungen am Vegetation skegel von *Psilotum triquetrum* (Sw.). 26 p.
- WANT (F.), 1963. — The phloem of *Psilotum triquetrum*. *Austral. J. Sci.*, **25**, n° 11 : 469.
- WARDLAW (C. W.), 1924. — Size in relation to internal morphology. Morphogenese in plants. I. Distribution of the system in the vascular system of *Psilotum*, *Tmesipteris* and *Lyco-podium*. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, **53** : 503-532.
- WARDLAW (C. W.), 1944. — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. IV. Stelar morphology : the initial differentiation of vascular tissues. *Ann. Bot.*, n. ser., **8**, 173-188.
- WARDLAW (C. W.), 1945. — The shoot apex in Pteridophytes. *Biol. Rev.*, **20** : 100-114.
- WARDLAW (C. W.), 1949. — Phyllotaxis and organogenesis in *Ferns*. *Nature*, p. 164.
- WARDLAW (C. W.), 1952. — Phylogeny and Morphogenesis. Mac Millan, London, 536 p.
- WARDLAW (C. W.), 1957. — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. XXXVII. A note on the inception of microphylls and macrophylls. *Ann. Bot.*, G. B., **21**, n° 83 : 127-37.
- WETMORE (R. H.), 1954. — The use of in vitro cultures in the investigation of growth and differenciacion in vascular plants. In : Abnormal and pathological plant growth. *Brookhaven Symposia in Biology*, n° 6 : 22-38.
- ZIMMERLY (B. C.) and BANKS (H. P.), 1950. — On gametophytes of *Psilotum* (abstract). *Amer. Jour. Bot.*, **37** : 668.
- ZIMMERMANN (W.), 1926. — Die Spaltöffnungen der Psilophyta und Psilotaies. *Ztschr. Bot.*, **19** : 129-170.
- ZIMMERMANN (W.), 1949. — Die Geschichte der Pflanzen, Stuttgart.

PLANCHE I

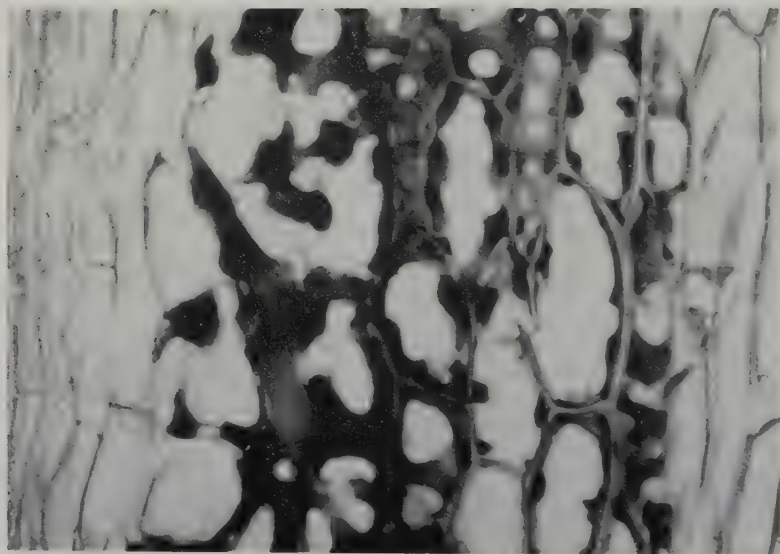


- a) Pieds de *Psilotum* isolés avec rhizome et tige aérienne dont la partie distale porte des sporanges.
- b) Jeune pied de *Psilotum* : la tige aérienne paraît encore simple bien que les trois ou quatre premières ramifications soient déjà ébauchées et cachées par les jeunes feuilles.

PLANCHE II



a



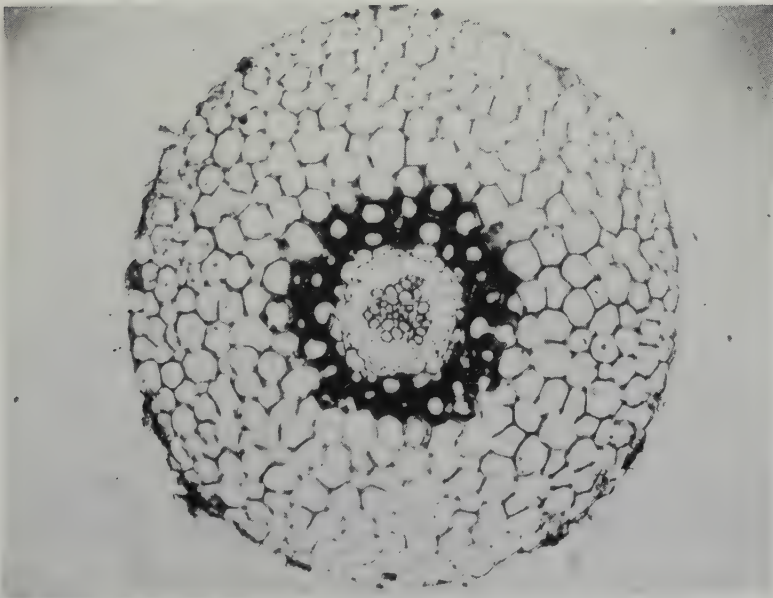
b

- a) Coupe transversale dans la partie verte d'une tige aérienne.
b) Zone à phlobaphènes en coupe longitudinale.

PLANCHE III



a

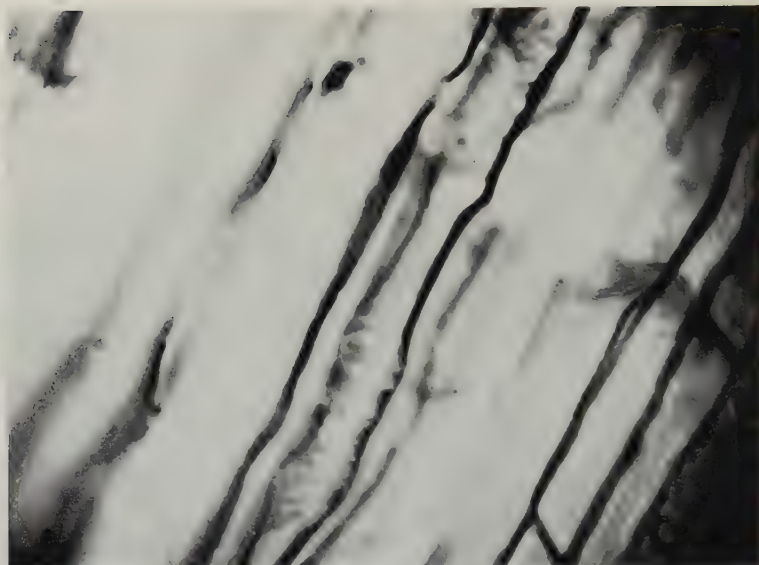


b

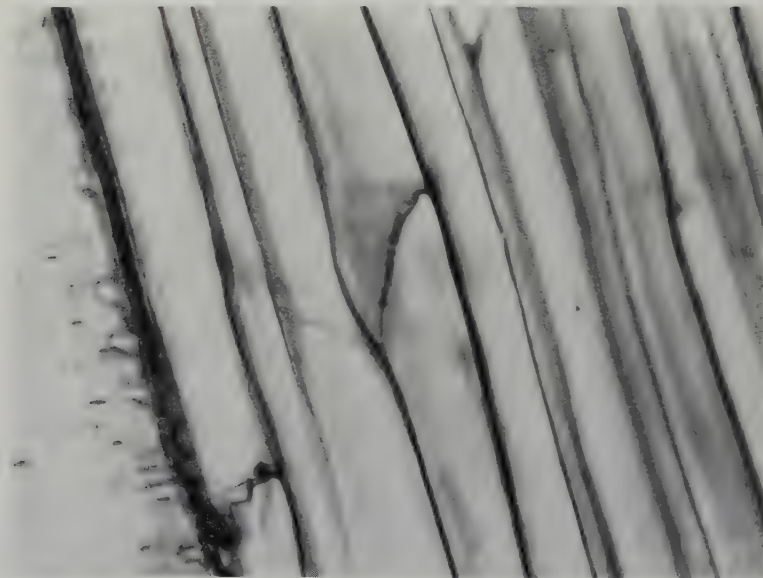
a) Fragment de rhizome de *P. triquetrum*.

b) Coupe transversale d'un rhizome âgé reconnaissable à la zone de phlobaphènes.

PLANCHE IV



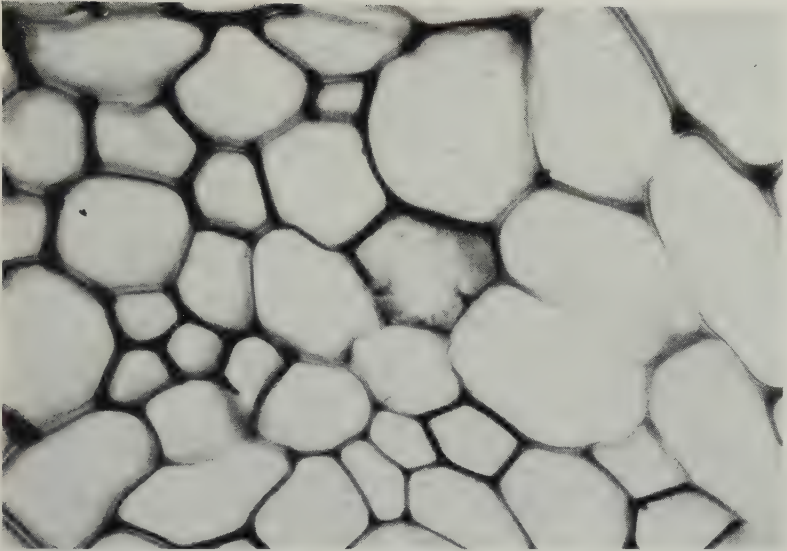
a



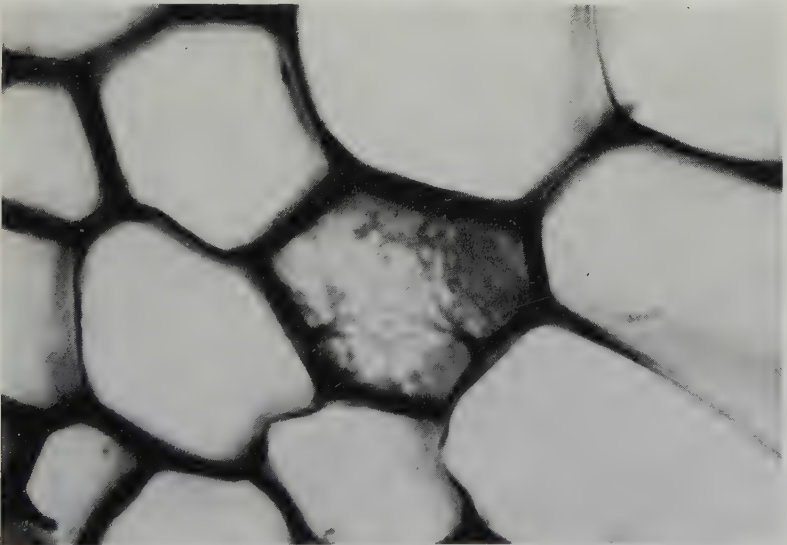
b

- a) Coupe longitudinale dans le liber montrant un tube criblé avec les parois latérales criblées. Dans le quart supérieur, une déchirure de cette paroi met en évidence la paroi transversale très finement criblée (se reporter à la figure 20 g).
- b) Tube criblé coupé longitudinalement. Remarquer l'étranglement du tube au niveau du crible qui est vu en coupe.

PLANCHE V



a



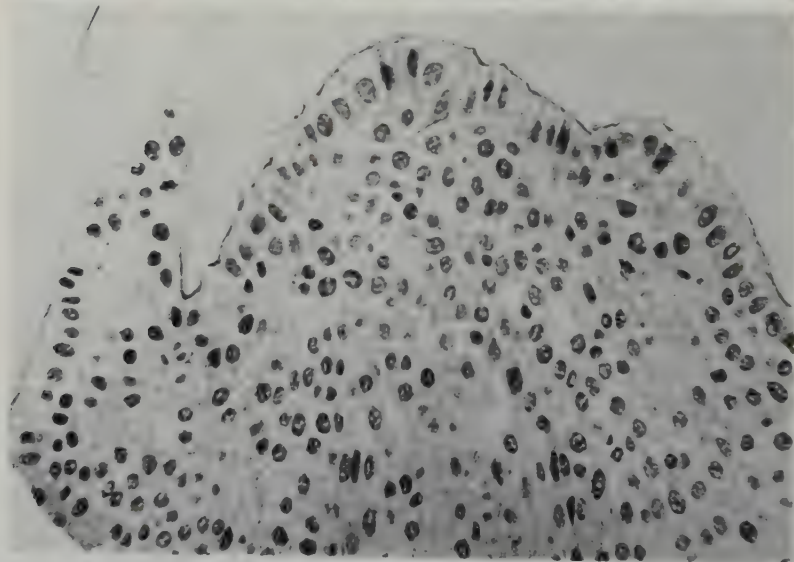
b

- a) Portion de cylindre central dans une tige avec crible transversal.
b) Crible transversal à fort grossissement.

PLANCHE VI



a



b

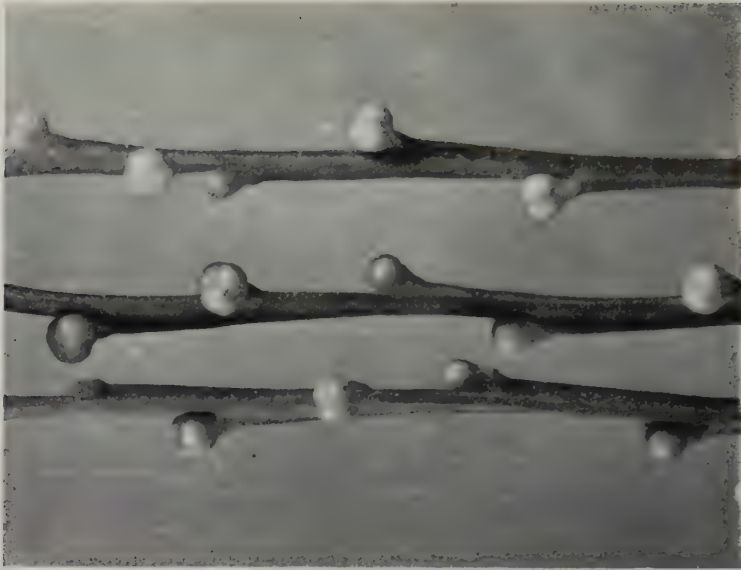
- a) Apex de rhizome avec deux groupes d'apicales dont seul celui de gauche est bien visible. Le procambium commence à se former très peu au-dessous des initiales.
- b) Apex d'une tige de gros diamètre : à droite se trouve une très jeune ébauche foliaire.

PLANCHE VII

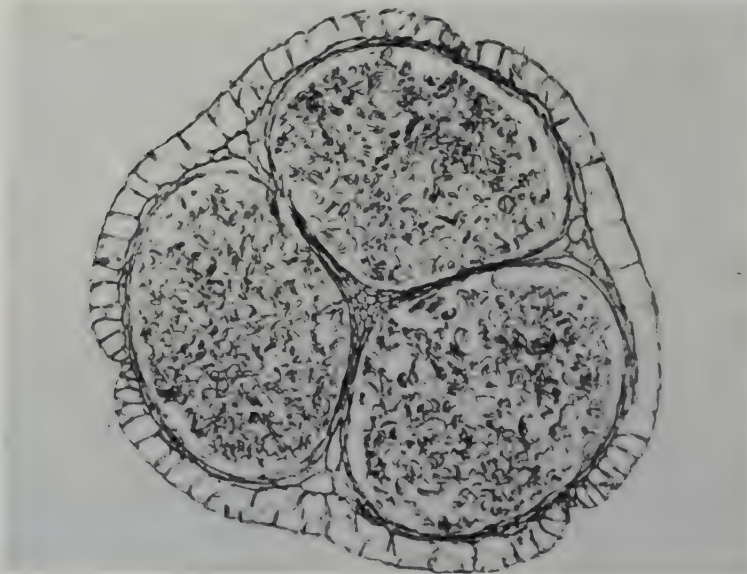


a et b) Coupes longitudinales de tiges triquètres et de leurs ébauches foliaires.

PLANCHE VIII



a

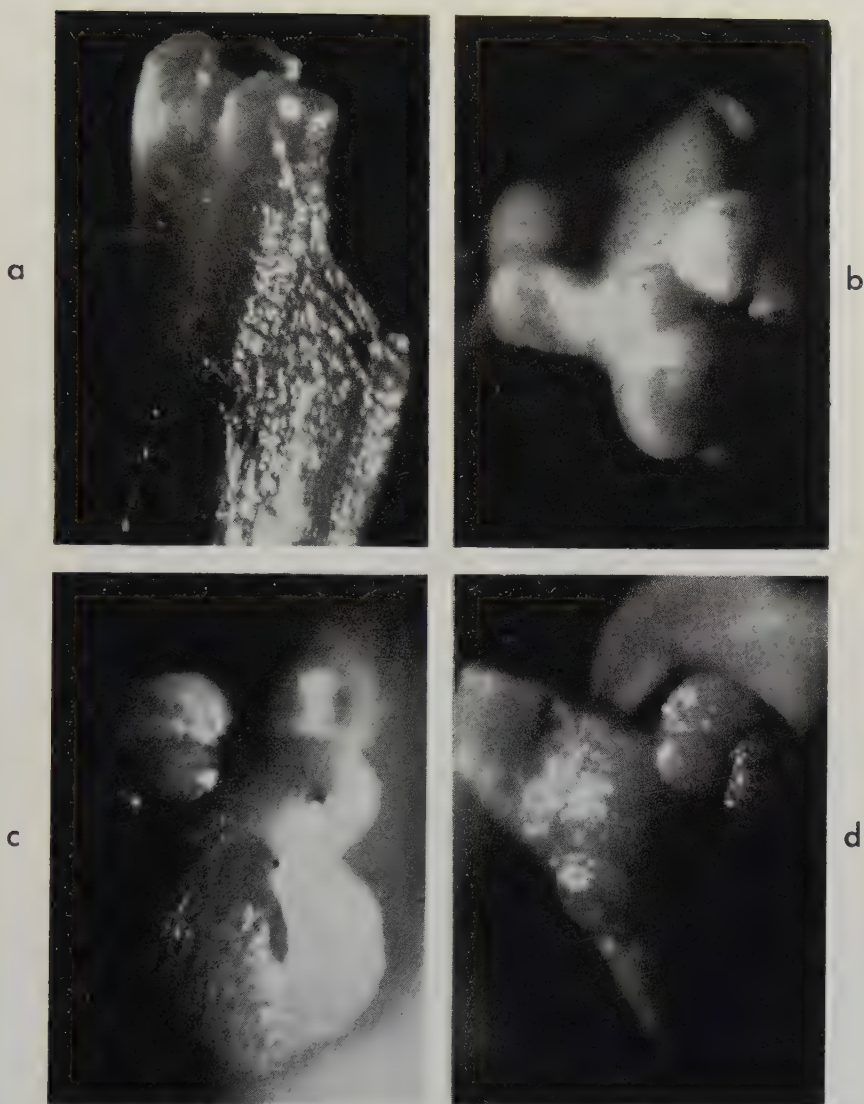


b

a) Rameau sporangifère.

b) Coupe transversale d'un synange.

PLANCHE IX



a) Extrémité de rameau sporangifère vu latéralement (voir explications figure 28 a).

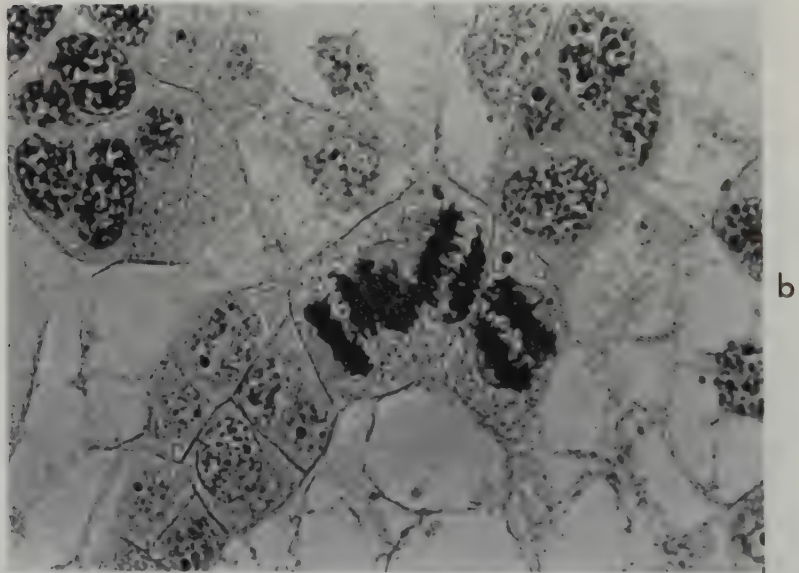
b) c) d) Extrémités de rameaux sporangifères vues par dessus :

Pour b, voir figure 28 b.

c) en haut à gauche, jeune ébauche sporangifère dans laquelle la feuille porteuse forme bourrelet tendant à envelopper le synange. En bas, stade plus âgé, les deux lobes de la feuille sont rabattus sur le sporange et le cachent.

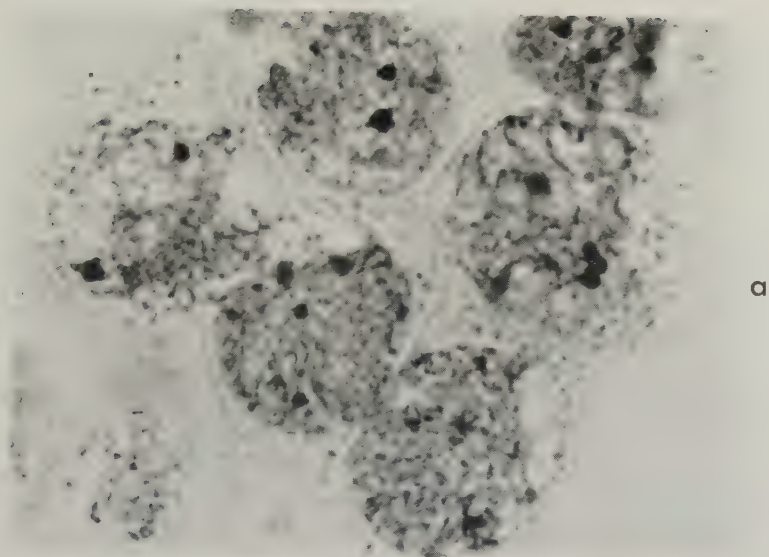
d) En haut à droite, jeune ébauche sporangifère dans laquelle le bourrelet foliaire accuse déjà nettement un début de bifidie.

PLANCHE X

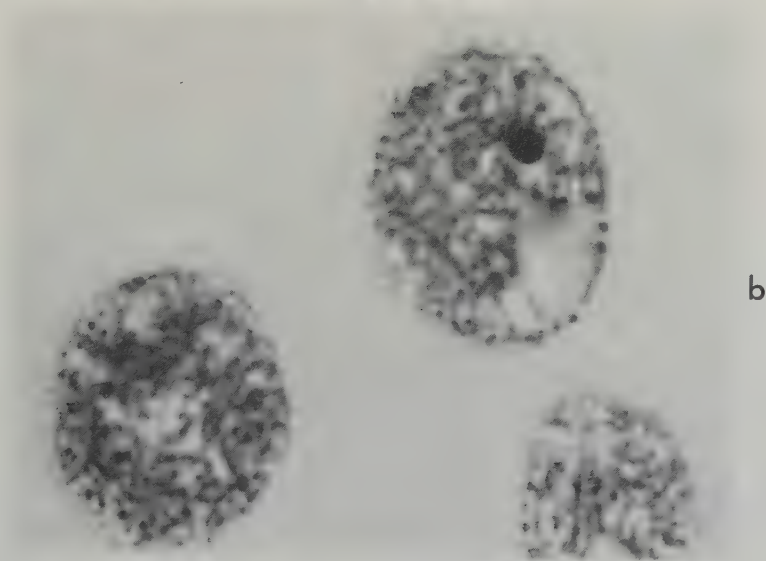


- a) Coupe longitudinale dans un apex sporangifère. On distingue de gauche à droite l'apex de la tige, le très jeune sporange et la partie située entre les deux lobes de la feuille porteuse. Ces derniers ne sont visibles que sur des coupes tangentielles.
- b) Portion centrale d'une loge sporangiale avec cellules mères des spores et cellules vacuolisées destinées à former le syncytium. Les cellules mères ont un cytoplasme très dense et se divisent activement. Remarquer la persistance des nucléoles.

PLANCHE XI



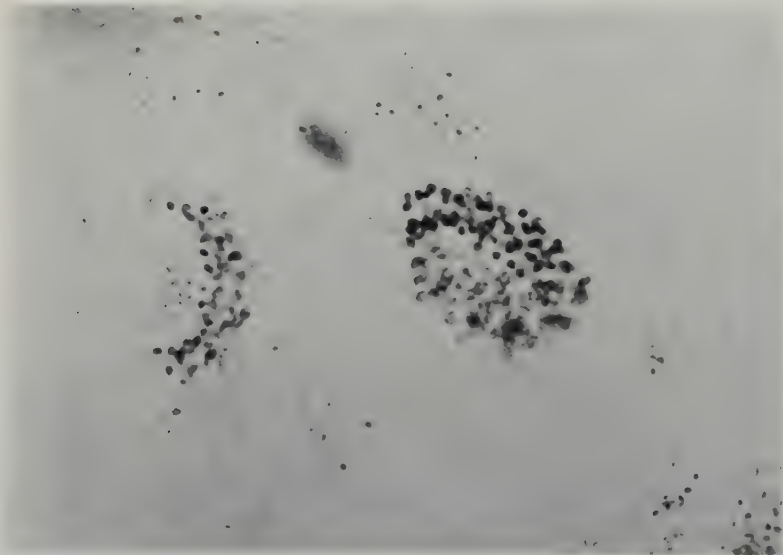
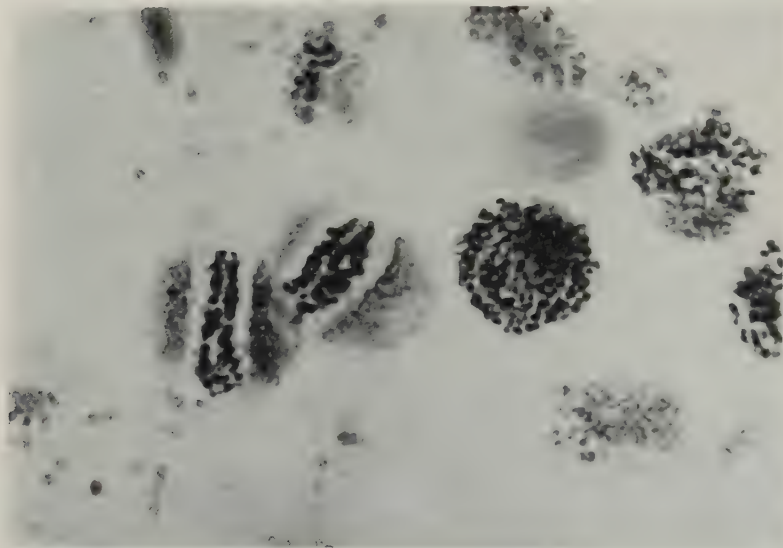
a



b

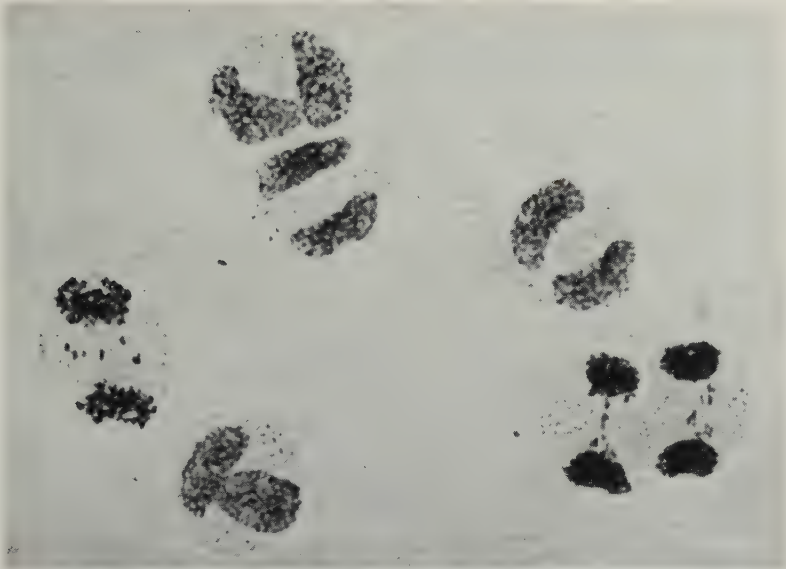
- a) Cellules mères des spores au stade diplotène. De nombreux nucléoles sont encore visibles. La cellule de droite montre très nettement la fusion de trois d'entre eux.
- b) Cellules mères des spores au stade pachytène. La fusion est achevée; il n'y a plus qu'un seul mais énorme nucléole.

PLANCHE XII

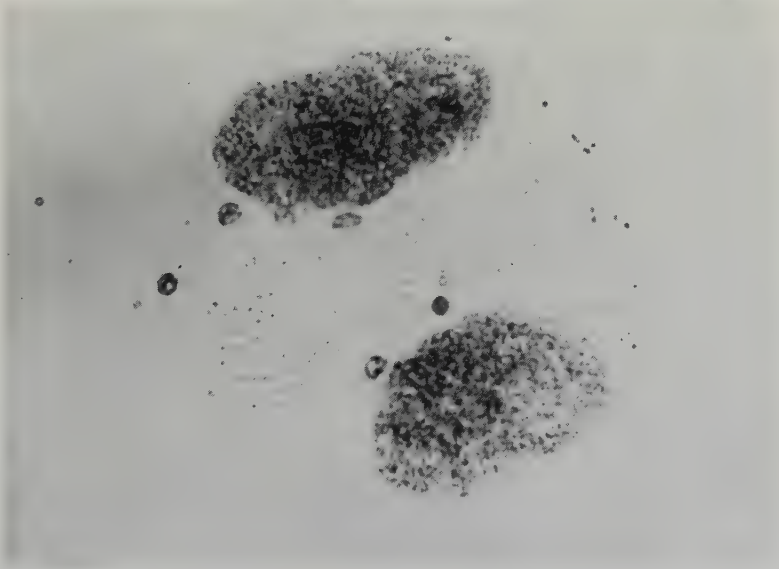


- a) Cellules mères des spores à la fin de la division réductionnelle. Deux cellules centrales montrent la répartition des grains d'amidon en un double anneau (vu ici de profil) situé sur le pourtour de l'ancienne plaque équatoriale.
- b) Dans cette figure on retrouve les doubles anneaux de grains d'amidon mais ces anneaux sont vus obliquement.

PLANCHE XIII



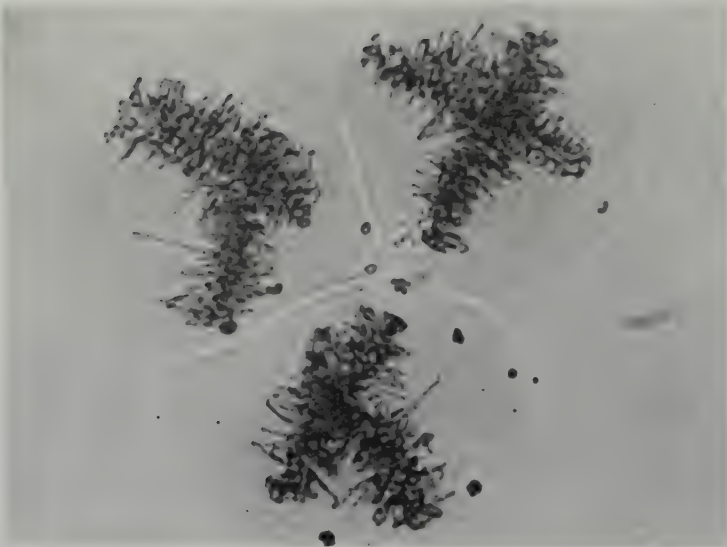
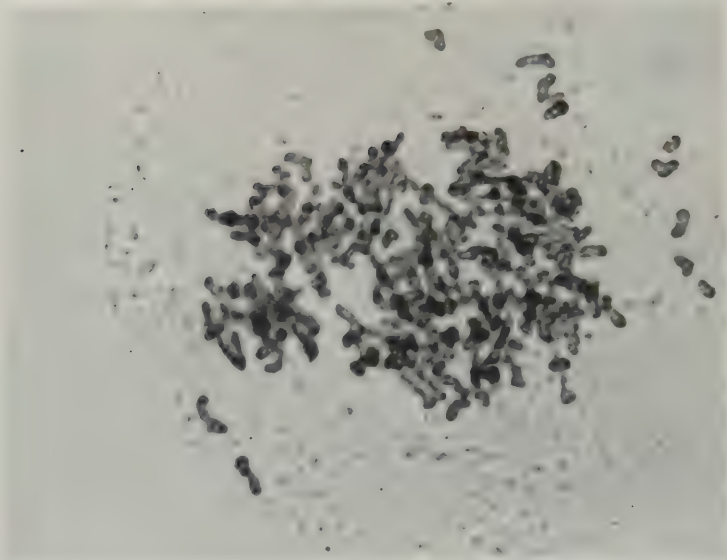
a



b

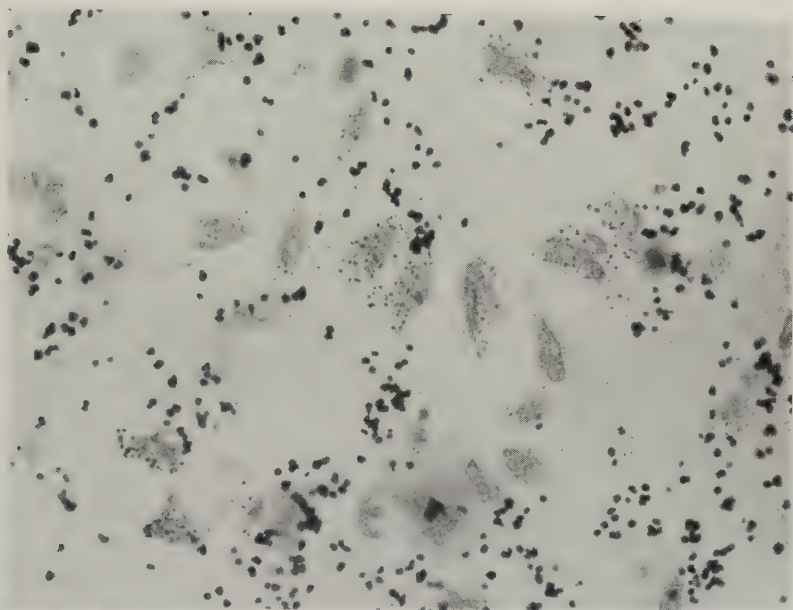
- a) Cellules mères des spores à la fin de la division équationnelle. Dans les deux cellules en télophase, situées en bas à droite, on peut remarquer un retard dans l'ascension des chromosomes. Quatre cellules situées au milieu de la photographie montrent les différentes positions des noyaux fils qui, tout d'abord parallèles, deviennent perpendiculaires l'un à l'autre.
- b) Cellule mère avant la division équationnelle, avec quatre extrusions chromatiques.

PLANCHE XIV

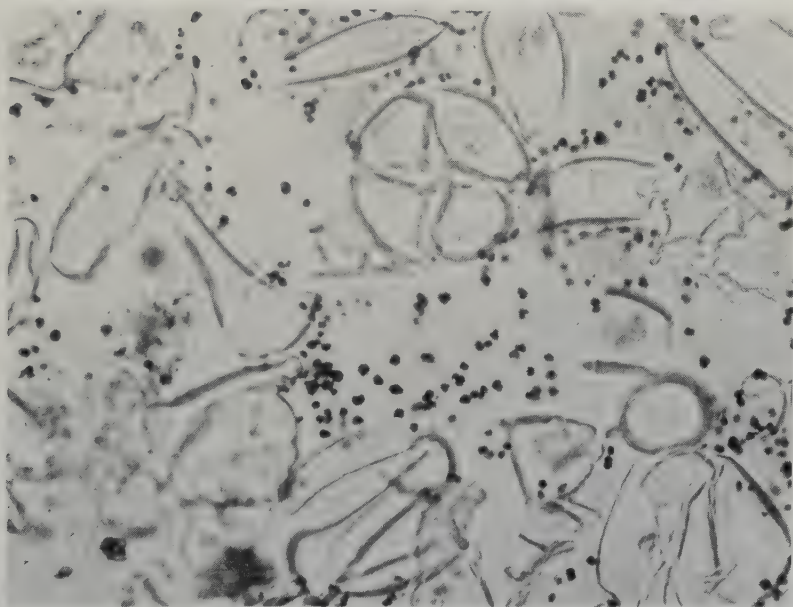


- a) Cellule mère des spores en diacinèse.
b) Métaphase de la division équationnelle, avec croisement à angle droit des deux plaques équatoriales.

PLANCHE XV



a



b

- a) Jeunes spores dispersées dans le syncytium. Les nombreux grains d'amidon des spores sont de taille très inférieure à ceux qui se trouvent dans le syncytium.
- b) Stade plus âgé. Les spores sont ici dépourvues d'amidon.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	7
HISTORIQUE	9
TECHNIQUES D'ÉTUDE	15
 Première partie. — APPAREIL VÉGÉTATIF	 19
Chapitre I. — Morphologie	21
A. — Tige aérienne	21
B. — Rhizome	42
Chapitre II. — Anatomie	45
A. — Epiderme et écorce.	46
1° Partie verte	46
2° Rhizome	51
3° Partie intermédiaire	53
B. — Stèle	54
1° Xylème et moelle	54
a) Le xylème dans le rhizome.	54
b) Le xylème dans la partie verte de la tige aérienne.	60
c) Le xylème dans la partie intermédiaire	71
2° Phloème	71
a) Anatomie	75
b) Cytologie	78
c) Différenciation	79
C. — Endophytes	81

Chapitre III. — Morphogénèse et histogénèse	85
A. — Les axes	85
1 ^o Structure et fonctionnement des méristèmes apicaux	85
a) Méristème apical de la tige aérienne	85
b) Méristème apical du rhizome	91
2 ^o Histogénèse de la tige et du rhizome	94
B. — Morphogénèse de la feuille	95
Deuxième partie. — FRUCTIFICATION.	99
Chapitre IV. — Appareil sporangifère mûr	103
A. — Morphologie	103
B. — Anatomie	103
C. — Déhiscence	105
Chapitre V. — Développement de l'appareil sporangifère	111
A. — Aspect morphologique	111
B. — Aspect anatomique	113
1 ^o Anatomie de très jeunes ébauches	114
2 ^o Anatomie des ébauches plus avancées	116
a) Aperçu général de l'évolution du sporange	116
b) Différenciation de la couche externe de la paroi et de l'enveloppe cellulaire située entre elle et le complexe sporogène	118
c) Différenciation du complexe sporogène	120
C. — Méiose et développement des spores	124
DISCUSSION SUR LES RAPPORTS ENTRE PSILOTUM ET LES PLANTES ACTUELLES ET FOSSILES.	133
CONCLUSION	137
BIBLIOGRAPHIE	141

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

« Morphologie et caryologie
du mycélium des Polyporaceae »

Vu,

LES MEMBRES DU JURY,

MM. R. KÜHNER,
J. BODIN,
Y. LEMOIGNE.

Vu et approuvé,

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE LYON,

J. BRACONNIER,

Vu et accordé le permis d'imprimer

Lyon, le 20 juillet 1964,

LE RECTEUR,
PRÉSIDENT DU CONSEIL DE L'UNIVERSITÉ,

P. LOUIS.

